Evolución
Historia de la Vida

Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia
www.acac.org.co

Editor
Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia, ACAC

Coordinación Editorial - Diseño y Diagramación
Dep. de Revista y Publicaciones
Corrección de Estilo
Juanita Bernal

Este libro corresponde a una edición especial de la revista *Innovación y Ciencia,* publicación de la Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia, ACAC

Fernando Fernández
Andrés Moya
Francisco J. Ayala Editores Asociados Revista *Innovación y Ciencia*

Primera edición Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia, ACAC. 2010

Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia, ACAC
Calle 44 Nº 45 – 67 Unidad Camilo Torres bloque C módulo 3
Tels: 3155900 – 3150734 Fax: 2216950
Bogotá, D.C., Colombia
Correo electrónico: acac@acac.org.co; divulgación@acac.org.co
www.acac.org.co

ISBN: 978-958-9457-67-2

Todos los derechos reservados.
Prohibida su reproducción total o parcial por cualquier medio, sin permiso del Editor.
Impreso por Nomos Impresores. Quien solo actúa como impresor.

Impreso en Colombia Printed in Colombia

CONTENIDO

Presentación 7

Introducción 10

Capítulo 1
PROCESOS Y CONCEPTOS EN EVOLUCIÓN

LA EVOLUCIÓN COMO PROCESO CREADOR 17
Francisco J. Ayala

LA ADAPTACIÓN BIOLÓGICA. ALGUNAS TESIS DE COMPRENSIÓN 27
Germán Amat García y Orlando Vargas Ríos

ESPECIE: ¿ES O SON? 39
Fernando Fernández, Julio Mario Hoyos y Daniel Rafael Miranda Esquivel

LOS VIRUS DE ARN COMO MODELOS PARA EL ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN EXPERIMENTAL 51
Andrés Moya y José Manuel Cuevas

Capítulo 2
FILOGENIA Y SISTEMÁTICA

FILOGENIA GENÓMICA EN MOSAICO EN BACTERIAS FIJADORAS DE NITRÓGENO 63
Daniel Piñero Dalmau

FILOGENIA, FORMA Y FUNCIÓN 74
Susana E. Freire y Liliana Katinas

MORFOLOGÍA, MOLÉCULAS Y LA HISTORIA DE LA VIDA. DE ORTODOXIAS Y HEREJÍAS 87
Jorge V. Crisci y Juan J. Morrone

FÓSILES, SISTEMÁTICA Y EVOLUCIÓN. 96
Julio Mario Hoyos Hoyos

RITMO Y MODALIDADES DE LA EVOLUCIÓN. EL CASO DE LOS PEQUEÑOS COMEDORES DE HIERBA 107
Jordi Agustí

¿CUÁNTOS SOMOS Y CÓMO NOS CUANTIFICAMOS? 124
Daniel Rafael Miranda Esquivel, Adriana Marcela Morales Guerrero y Susy Echeverría Londoño

Capítulo 3
LA DISTRIBUCIÓN DE LOS SERES VIVOS

LA DISTRIBUCIÓN DE LA BIOTA. 400 AÑOS DE HISTORIA DE LA BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA 153
Jorge Llorente Bousquets y David Espinosa Organista

EL CLADISMO Y LA TRANSFORMACIÓN DE LAS ESTRATEGIAS BIOGEOGRÁFICAS HISTÓRICAS 165
Juan J. Morrone y Jorge V. Crisci

PRESENTACIÓN

Con gran satisfacción la Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia, ACAC, presenta a sus lectores este libro dedicado al tema de Evolución y basado en el número especial de Innovación y Ciencia sobre este tema. El propósito de esa publicación es el de brindar a los científicos la oportunidad de comunicar a un público amplio el resultado de sus trabajos y proporcionar al lector una visión global del estado de la ciencia y la tecnología en un área determinada; por ese motivo los artículos son un poco más complejos, sin que por ello dejen de ser accesibles a un público bien informado.

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

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

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

EDUARDO POSADA FLÓREZ
Presidente ACAC
CARMEN HELENA CARVAJAL L.
Directora Ejecutiva ACAC

INTRODUCCIÓN

Perspectivas en la teoría de la evolución

Como corresponde a toda gran teoría científica, la de la evolución tiene múltiples dimensiones, además de la científica. No solo ha tenido profundas influencias en la sociedad occidental, especialmente al transformar la visión antropocéntrica de la naturaleza como dispensadora de bienes permanentes e inagotables, bienes de pertenencia humana, por designio divino o del hombre (que viene a ser lo mismo), sino que su dimensión social ha llevado al darwinismo social, una tradición sociológica y filosófica del siglo XIX que, con posterioridad, ha tenido implicaciones éticas de corte peligroso.

De las dimensiones filosófica y sociológica no hablaremos. Ni siquiera de cómo la propia teoría ha servido para gestar una nueva concepción de la biología como ciencia autónoma, o permitir reclamar una forma de comprender las teorías científicas de tal manera que pudiera entenderse como una disciplina la teoría evolutiva, abandonando así concepciones excesivamente rigurosas que consideraban como arquetipos las teorías físicas. Nos centraremos, en cambio, en la dimensión científica de la teoría evolutiva, a partir de dos aproximaciones distinta: una la denominamos la de la nueva aplicabilidad orgánica, y la otra la de la nueva aplicabilidad temática y metodológica.

Los modelos biológicos de los que se ha servido la teoría evolutiva se están ampliando; los hay ya clásicos y también nuevos. Consideremos, por ejemplo, el caso de la paleontología, en la que el campo de investigación no se agota. La disponibilidad de registro fósil y el recurso a un variado conjunto de hipótesis y sub-teorías evolutivas, con diverso grado de elaboración y más o menos antagónicas o contradictorias, ponen de manifiesto la viveza del programa de investigación evolutiva en este campo. El caballo y sus antepasados, los roedores, los dinosaurios, los insectos y otros artrópodos, son ejemplos bien distintos en la escala filogenética que muestran cómo la teoría obtiene confirmación en la ciencia de la forma fósil.

Apreciamos por doquier la evolución en acción. Bien por observación de la historia natural, bien por experimentación; vemos su juego en entidades tan

variadas como los virus, las bacterias, los múltiples linajes de protozoos, los pluricelulares primitivos, y así hasta llegar a organismos de mayor complejidad estructural y funcional. Estos casos de nueva aplicabilidad orgánica representan ejemplos que confirman la teoría y extienden la dimensión del programa darwinista.

Pero también existe, como comentábamos antes, una nueva aplicabilidad temática y metodológica. Examinemos algunos ejemplos. Ahora se reconstruye la evolución a partir de las moléculas, es decir, se obtiene y analiza la información procedente de los genomas de los organismos y, por medio de técnicas algorítmicas basadas en supuestos evolutivos de diferente índole, pasamos a la reconstrucción filogenética de los genes y, también, a la de las especies portadoras. El estudio de determinados genes nos lleva, incluso, a hacer hipótesis acerca de los procesos darwinianos que imperaron en la evolución de las primeras moléculas autorreplicativas, e inferimos el contexto selectivo en el que pudieron surgir grandes innovaciones estructurales y funcionales. Las posibilidades que brinda la teoría se han ampliado enormemente. De hecho, nos servimos de sus fundamentos para optimizar productos o procesos, moléculas replicativas de determinado tipo de composición, fármacos, etc. Utilizando sistemas adecuados *in vitro* con capacidad replicativa y de mutación, podemos elaborar una molécula con las características finales deseadas, o un producto cuya función sea eficaz.

Con respecto al clásico mejoramiento animal y vegetal, ahora disponemos de la evolución molecular dirigida o, por utilizar un término más sintético, mejora molecular. Nos estamos sirviendo de una teoría tradicional para la elaboración de un producto comercial de tipo molecular. Pero existe una segunda aplicación de la teoría que no requiere experimentación material, sino solo informática. Hay tecnología de información, algoritmos que buscan soluciones a problemas a partir de reglas específicas, basadas en determinados supuestos de herencia, mutación y selección. Tales algoritmos encuentran una respuesta adaptativa a un problema. En resumen, tenemos una teoría con fundamentos procedentes del siglo XIX, que se sirve de sofisticadas metodologías provenientes de la biología molecular y la informática para resolver problemas específicos más allá del marco para el que venía utilizándose. Esta ampliación temática y metodológica hace más viva la teoría.

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

El debate en torno a las unidades de selección es permanente y, aunque pueda tener una fácil caracterización conceptual y filosófica, resulta siempre difícil su contraste empírico en la historia natural o en la evolución experimental. Conceptualmente podemos considerar al gen, al individuo, a la familia, al grupo, a la especie, etc., como unidades de selección. La existencia o no de uno solo de ellos o, por el contrario, de varios o todos los niveles de selección contribuye a un intenso debate que afecta a la esencia del programa darwinista.

Una última aplicación la constituye el campo de la conservación de la biodiversidad. Tal área no solo se aborda con los fundamentos del programa darwinista, sino que también nos lleva de la mano hacia consideraciones éticas en torno a la obligación o no de conservar especies, o al asunto del derecho de los animales. Y por haber hecho referencia a cuestiones éticas, podemos también considerar las presuntas bases biológicas (genéticas) de la conducta humana, concretamente en el papel que la sociobiología y la psicología evolucionista tienen o están teniendo en el posible fundamento científico de tal supuesto. Ambas son profundamente evolutivas y consideran la conducta como producto evolutivo, a pesar de la dificultad que supone hacer una extrapolación reduccionista al campo de la evolución humana.

Resulta difícil, ante tal despliegue de vigor, pensar en la consistencia de las persistentes y pesadas acusaciones de que la teoría evolutiva por selección natural es trasnochada. No solo siguen vigentes los programas clásicos de investigación

en teoría evolutiva, sino que se han creado otros que dan cuenta de nuevos problemas que la teoría trata de encajar en su seno, siguiendo la dinámica propia de toda hipótesis científica de recurrir a principios auxiliares o modular los límites de su actuación.

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

Sigue luego una disquisición en torno al concepto de especie (Fernández, Hoyos y Miranda), donde se pone de manifiesto la dificultad del concepto, aun admitiendo ya un contexto poblacional para el mismo.

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

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

La sistemática ha hecho acto de presencia. Hoyos hace referencia al significado del concepto de fósil y su relevancia para la reconstrucción de la historia evolutiva.

Recurre este autor, como otros previos y posteriores, a las escuelas de sistemática evolutiva, su diferencia con respecto a la taxonomía y qué se pretende, desde todas estas corrientes, cuando el dato biológico, una vez probada su significación, es el fósil. Se trata de un trabajo que refleja lo que se hace en paleontología. Agustí, en un excelente trabajo, se sirve de unos pequeños roedores para hacer una presentación del modo de evolución gradual de los molares, recurriendo precisamente a la hipótesis de la REINA ROJA, competencia en acción, como el modo más plausible de explicación de esta historia evolutiva sin equilibrio aparente.

Los problemas más interesantes en biología están de una u otra forma ligados a la palabra especie, desde los tópicos de conservación y biotecnología, hasta las hipótesis de biología evolutiva; dentro de este marco de ideas, una de las principales preguntas que se debe hacer es ¿Cuántas y cuáles especies existen?, tema que Miranda, Morales y Echeverría nos ponen de manifiesto en su texto.

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

EDITORES ASOCIADOS

Andrés Moya
Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva,
Universidad de Valencia, España,
Centro Superior de Investigación en Salud Pública (CSISP), Valencia, España,
CIBER en Epidemiología y Salud Pública, España.

Francisco J. Ayala
Departamento de Ecología y Biología Evolutiva,
Universidad de California en Irvine,
California, Estados Unidos.

Fernando Fernández C.
Instituto de Ciencias Naturales,
Universidad Nacional de Colombia Bogotá, D.C., Colombia.

Capítulo 1
PROCESOS Y CONCEPTOS EN EVOLUCIÓN

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

LA EVOLUCIÓN COMO PROCESO CREADOR

Francisco J. Ayala
Departamento de Ecología y Biología Evolutiva
Universidad de California en Irvine
California, Estados Unidos

Evolución y creación

La explicación tradicional del origen de las especies se centra en la creación divina, de la misma forma que el origen de la Tierra, de los planetas y de las estrellas se atribuye a Dios. La noción de creación en estos casos puede entenderse en dos sentidos distintos, llamados creación general y creación especial. La primera es la que, justamente, atribuye a Dios el origen del universo y todo lo que en él existe a partir de la nada; no se considera esta una noción científica sino metafísica o religiosa.

De hecho, la creación *ex nihilo* es una noción que, por su propia naturaleza, queda y siempre quedará fuera del ámbito. La razón es la siguiente: la ciencia investiga un proceso o transición comparando el estado anterior con el posterior, e identificando los cambios que tienen lugar durante la transición de un estado al otro. Pero la creación a partir de la nada implica precisamente que antes de ella no había existencia alguna, y la nada no es algo que la ciencia pueda investigar para compararla con el siguiente estado: el universo. Otras nociones por fuera del ámbito de la ciencia son la existencia de Dios y de los espíritus, y cualquier actividad o proceso definido como estrictamente inmaterial. La actividad mental, sin embargo, no entra en esta categoría, en tanto es un producto de la actividad cerebral, así como tampoco entran los rayos x, aun cuando no los podamos percibir directamente con nuestros sentidos.

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

La atribución a Dios de la creación especial de las realidades del universo es

un residuo de culturas precientíficas. El origen de los planetas, así como el de las especies, se puede investigar científicamente puesto que no se trata de una creación a partir de la nada, sino de la transformación de la realidad material del universo.

La selección natural descubierta por Darwin explica la espléndida diversificación del mundo viviente como resultado de procesos estrictamente naturales.

Darwin y el origen de las especies

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

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

El propósito de este trabajo es explorar el papel que juega la selección, como proceso, en la explicación de las adaptaciones de los organismos, como los ojos, las alas y las flores, planteando dos preguntas: primero, ¿se justifica considerar a la selección natural como un proceso "creativo", porque responde al origen y

configuración adaptativa de los organismos?, y segundo, ¿por qué hay tantos y tan diversos tipos de organismos?

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

Una definición de "crear" es "producir el ser: causar la existencia". El papel creador de la selección natural no debe entenderse en el sentido ya mencionado de creación "absoluta" o general, y que la teología cristiana predica. Aunque la selección natural no es la causa de la existencia, es decir, no crea los genes a partir de la nada, sí genera combinaciones genéticas adaptativas que de otra manera no podrían haber existido.

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

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

La selección creadora

Se puede ilustrar con el siguiente ejemplo cómo la selección natural, un proceso puramente material, puede organizar información y generar novedad. Algunas cepas de la bacteria del intestino Escherichia coli necesitan una sustancia para reproducirse, el aminoácido histidina, que se les debe proporcionar en el medio de cultivo. Cuando se añaden unas pocas bacterias a un centímetro cúbico de medio cultivo, aquellas se multiplican rápidamente y se producen unos dos mil millones de bacterias en pocas horas. En las bacterias surgen mutaciones espontáneas que las hacen resistentes a la estreptomicina, a tasas del orden de una en 100 millones (1 x 10-8) de células. En el cultivo del ejemplo esperaríamos 20 bacterias (2 x 109 bacterias x 10-8 mutaciones = 20) resistentes a la estreptomicina, debido a mutaciones espontáneas.

Veamos lo que pasa en el cultivo cuando hay selección natural. Primero, se añaden unas gotas de estreptomicina que destruyen a todas las bacterias, excepto a las 20 portadoras de mutaciones resistentes. Segundo, estas bacterias supervivientes comienzan a reproducirse inmediatamente, y en unas horas resultan, como al principio del cultivo, 2.000 millones, excepto que ahora son todas resistentes a la estreptomicina.

Entre bacterias que necesitan histidina como factor de crecimiento, surgen mutaciones espontáneas que las hacen capaces de reproducirse en ausencia de histidina, con una tasa de 4 en 100 millones de bacterias (4 x 10-8), es decir, aproximadamente 80 en el cultivo, las cuales, si se las pasa a un medio de cultivo sin histidina, serán las únicas capaces de multiplicarse. Sin embargo, se diversificarán produciendo eventualmente 2.000 millones de bacterias que, ni serán vulnerables a la estreptomicina, ni necesitarán histidina para multiplicarse.

La probabilidad de que ambas mutaciones ocurran en la misma bacteria es de 4 en 10.000 billones (1 x 10-8 x 4 x 10-8 = 4 x 10-16) de células. Un acontecimiento de tan baja probabilidad es difícil que ocurra aun en un enorme recipiente de cultivo (diferente tubo con que se hizo el experimento). Debido a la intervención de la selección natural terminamos no solo con una, sino con todas las bacterias cuyas propiedades son las adecuadas para adaptarse al medio en que ahora se encuentran. Entonces, lo que es improbable se convierte en un resultado común, algo así como con el cuadro: no puede producirse al azar, pero es el simple

resultado de la actividad del pintor.

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

Los monos mecanógrafos

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

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

La analogía de los monos sería más apropiada si cada vez que un mono produjera una combinación de dos o varias letras con sentido, tales palabras fueran seleccionadas y se convirtieran en las teclas de una máquina de escribir. Así mismo, que al aporrear al azar estas teclas, cada vez que se produjera una combinación de palabras con sentido, la frase resultante se convirtiera de nuevo en una tecla de otra máquina de escribir. Y así sucesivamente. Es evidente que al final se producirían páginas e incluso capítulos de libros perfectamente inteligibles, aun cuando no necesariamente *El origen de las especies*. Esta observación es importante puesto que la selección no tiene objetivos concretos, y tampoco seres particulares, más bien crea organismos adaptados a su ambiente sin previa especificación de qué configuración vayan a tener. Esta es una observación a la que se retornará más adelante.

En cualquier caso, no necesitamos llevar la analogía de los monos muy lejos,

ya que ninguna analogía es completamente satisfactoria; pero la cuestión por aclarar no es que la evolución sea el resultado de puros procesos al azar, sino que existe un proceso de selección que "escoge" combinaciones adaptativas, simplemente por el hecho de que estas se reproducen en forma más eficaz. Estas mezclas constituyen, a su vez, nuevos niveles de organización sobre los que siguen operando la mutación (azar) y la selección (dirección), en un proceso que continúa de manera indefinida, parecido a una espiral más que a un círculo (pues los eventos posteriores actúan sobre los resultados obtenidos con anterioridad).

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

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

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

¿Por qué existen tantas especies?

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

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

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

So la selección natural es enteramente oportunista quiere decir que la especie o bien responde a cada desafío ambiental con adaptaciones apropiadas, o se extingue. Además, la adaptación a un mismo ambiente puede ocurrir de

diferentes formas; podemos tomar como ejemplo las plantas que se amoldan a vivir en el desierto: su adaptación fundamental es la resistencia a la sequedad que amenaza con el riesgo de desecación, pues, durante la mayor parte del año, a veces durante varios años consecutivos, no llueve. Las plantas, entonces, llevan a cabo la urgente necesidad de ahorrar agua de diferentes maneras. Los cactus, por ejemplo, han transformado sus hojas en espinas y sus troncos en barriles que contienen reservas de agua; la fotosíntesis, en vez de hacerse en las hojas se realiza en la superficie del tronco. Otras plantas carecen de hojas durante la estación seca, pero después de la lluvia estallan miles de estas y flores que producen semillas. Hay, además, plantas efímeras que germinan, crecen, florecen y producen nuevas semillas en pocas semanas, mientras hay agua de lluvia disponible; el resto del año aquellas semillas permanecen inactivas en la tierra.

El carácter oportunista de la selección natural es también aparente en el fenómeno de la radiación adaptativa. La evolución de las moscas *Drosophila*, en Hawái, es una radiación adaptativa relativamente reciente. Hay alrededor de 1.500 especies de *Drosophila* en el mundo y la tercera parte de ellas ha evolucionado en el archipiélago hawaiano, cuya superficie es pequeñísima, menor del cuatro por ciento de la superficie de Colombia. Además, la diversidad morfológica, ecológica y comportamental de las *Drosophila* hawaianas excede a la de las *Drosophila* del resto del mundo.

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

Los dos ejemplos anteriores muestran el carácter oportunista y creador de la selección natural. La evolución ocurre en respuesta a las condiciones ambientales y como resultado de la interacción de dos tipos de procesos, uno aleatorio (la

mutación) y otro determinístico (la selección natural). Es la confluencia de azar y necesidad la que hace que la evolución sea un proceso creador; un engranaje ligado a la creación de los organismos y a las entidades más complejas del universo, capaces de pensar y amar, y aun de analizar el proceso mismo de la evolución que las ha creado.

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

LA ADAPTACIÓN BIOLÓGICA. ALGUNAS TESIS DE COMPRENSIÓN

Germán Amat García
Profesor investigador
Unidad de Ecología y Sistemática (Unesis)
Grupo de Epistemología, Facultad de Ciencias
Pontificia Universidad Javeriana
Bogotá, Colombia

Orlando Vargas Ríos
Director, Departamento de Biología
Grupo de Epistemología, Facultad de Ciencias
Pontificia Universidad Javeriana
Bogotá, Colombia

Introducción

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

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

Un número no reducido de biólogos y epistemólogos de la biología contemporánea revalidan la base darwiniana de la adaptación, replantean algunos problemas de conocimiento en torno a la relación con la selección natural, señalan las ambigüedades metodológicas en el reconocimiento de adaptaciones, y profundizan las explicaciones sobre la significación adaptativa de ciertos caracteres (programa adaptacionista).

La construcción de modelos teóricos que aclaren cómo interactúan los factores

adaptativos, parece ser una de las estrategias orientadas no solo a los propósitos de unificación teórica, sino también a generar debates en torno a las imprecisiones surgidas.

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

Los antecedentes

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

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

Antes de 1859, año en que Darwin publicó *El origen de las especies*, la adaptación era aceptada como un hecho sin explicación de su causa o como una ejecución del plan divino. Darwin introdujo el concepto de adaptación en la teoría de la evolución, con el principio de que las variaciones favorecían la supervivencia de un individuo y aumentaban su éxito reproductivo (Lewontin, 1984). Sus múltiples observaciones sobre la variación de los caracteres mediante los procesos evolutivos, lo condujeron a la idea de una adaptación diferencial regida por la selección natural; para él las variaciones proporcionaban a los organismos diferentes grados de adaptación y, si se originaban de manera espontánea, no eran necesariamente adaptativas (Limoges, 1976).

Definiciones en torno a la adaptación

Una vez postulada la teoría sintética de la evolución, los biólogos empezaron a proporcionar explicaciones "generalistas" y "disciplinares" con referencia a la adaptación.

Lewontin (1984) se expresaba de manera "generalista" sobre la adaptación biológica: "Es el proceso del cambio evolutivo mediante el cual el organismo 'procura' una solución cada vez mejor al problema impuesto por el ambiente".

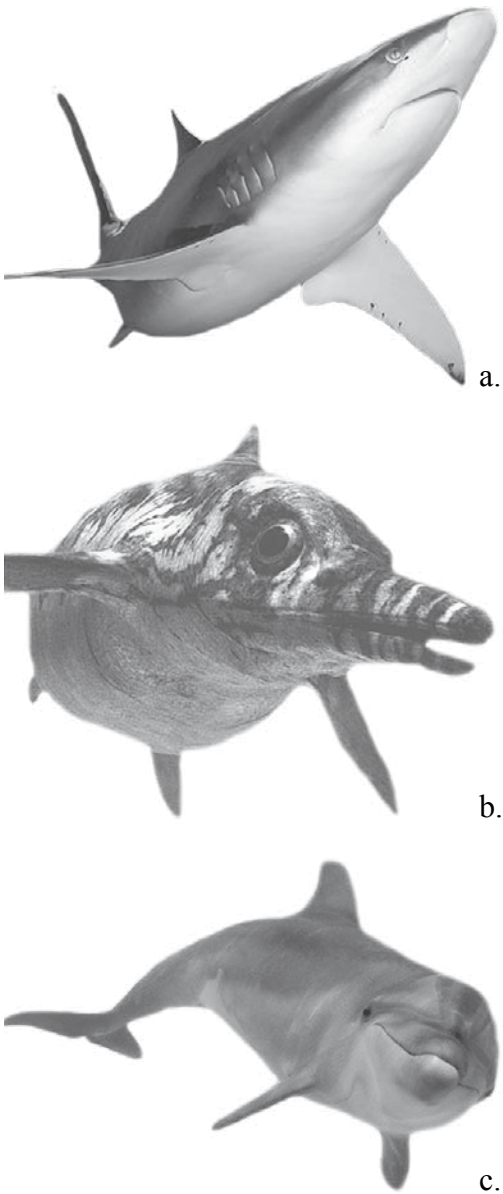
Existen definiciones "disciplinares" que se inscriben dentro del cuerpo teórico de un área de conocimiento particular en la biología:

1. En fisiología se define como un ajuste fenotípico del organismo a un factor del medio que puede ser medido en condiciones experimentales (Marx, 1977). Se considera aquí la aparición progresiva de respuestas frente a modificaciones del estado funcional normal. En la noción "fisiológica" de la adaptación se retoma el pensamiento de Bernard (1959) en torno a las regulaciones del organismo, y se descubren en la biología las acepciones "euri" y "esteno", conocidas hoy ampliamente por el biólogo contemporáneo (Hill, 1980).

2. En genética el tratamiento que se da al fenómeno adaptativo aparece a partir de la premisa darwiniana, según la cual la selección natural actúa sobre la variación genética, dando origen al incremento del valor adaptativo o eficacia biológica (*fitness*). El valor adaptativo, en el sentido darwiniano, es la contribución de descendientes a la próxima generación, está determinado por la constitución genética del individuo y se le considera una medida de la selección natural. En esta tesis se nota la preponderancia de la supervivencia y la reproducción como elementos explicativos de la adaptación genética. Autores como Levins (1968) y Valentine (1985) denominan estrategias adaptativas a aquellas adaptaciones regidas por sistemas genéticos, mediante las cuales los organismos hacen frente al influjo de un elemento ambiental. Factores causales de la variabilidad genética como la edad del individuo, el tamaño de la población, su distribución geográfica y el grado de estabilidad del hábitat ocupado, son responsables de tales estrategias adaptativas y desencadenan la expresión de uno o más alelos calificados desde muy generalizados hasta muy especializados. Para más detalle se puede consultar a Valentine (1985), quien describe un modelo molecular de

las estrategias genéticas de la adaptación.

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



Según el modelo explicativo de Hutchinson (1981), existen dos tipos de nichos: el actual y el potencial. Este último representa la suma de las adaptaciones en términos de tolerancias ambientales y de relación con otras especies. Colinvaux expresa: "Todo lo que la especie hace para sobrevivir y para mantenerse adaptada, en sentido darwiniano, es un nicho" (Coddington, 1988). El biólogo contextualiza las adaptaciones en la ecología al afirmar que "[…] no ocurren en el vacío sino en los ecosistemas, que son las máquinas de la evolución" (Backer, 1966; Margaleff, 1986)

El estudio de las estrategias de adaptación también tiene como objetivo investigar cómo las fuerzas evolutivas "diseñan" el ciclo de vida

FIGURA 1

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

de los organismos. Las características del ciclo de vida son aspectos individuales y cuantitativos que pueden expresarse como variaciones no solo intraespecíficas sino también interpoblacionales e intrapoblacionales; todos estos aspectos están contemplados en los parámetros demográficos clásicos. Los componentes principales de una historia de vida son el tamaño, las tasas de crecimiento y desarrollo y la reproducción (Morales, 1988).

En la teoría de las historias de vida se analiza cómo las características fenotípicas interactúan y afectan la eficacia del individuo (medida de su reproducción y supervivencia). Se relacionan las ecuaciones demográficas como las de reproducción, crecimiento y supervivencia; también se estudian con frecuencia la edad de maduración sexual, el número de descendientes, la longevidad y la mortalidad (Barbault, 1988).

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

4. En biología evolutiva, se considera que las variaciones de los organismos se explican por razones de genealogía, es decir, de su relación con los ancestros. La otra explicación es adaptativa o de relación con los mecanismos de selección natural y con las condiciones de vida. Esto último obliga a diferenciar las adaptaciones de origen genético y las de origen ambiental; las primeras, o adaptaciones "evolutivas", están determinadas por un incremento de la eficiencia biológica (*fitness* o adecuación) de las especies y por la acción de fuerzas selectivas actuando a nivel génico, individual o de grupo. El individuo con su genotipo es por excelencia una unidad de selección, mediante la cual poblaciones y especies evolucionan en el espacio y en el tiempo (Dobzhansky, 1977; Futuyma, 1986).

Selección natural y adaptación: la piedra angular del debate biológico

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

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

2. La selección natural es el único factor hasta hoy conocido que explica las adaptaciones favorecedoras de la supervivencia de los individuos y las especies (Grasse, 1977).

3. Selección y adaptación están estrechamente ligadas, aunque no de manera recíproca; se puede afirmar que la segunda es el resultado de la primera y que la selección no conduce necesariamente a una adaptación (Lewontin, 1984).

4. Se reconocen diferentes niveles jerárquicos en los cuales actúa la selección: génico, individual y de grupo (Williams, 1966).

5. La selección natural se ejerce por medio de los complejos de genes que están ensamblados en los genotipos, y que se expresan en los fenotipos de los individuos. La presión de selección actúa al interior de una población específica y actual, ocupando un ambiente determinado (Ayala, 1970).

La búsqueda de adaptaciones

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

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

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

En el apriorismo se parte de la función hasta llegar al órgano para argumentar la adaptación; "[…] animales que viven en regiones árticas en las que el suelo está cubierto de nieve resultan más difíciles de ver si son blancos, y un gran número de ellos de hecho lo son. En este caso, algunas adaptaciones son más complejas que lo que el más imaginativo de los naturalistas podría haber visto" (Maynard-Smith, 1975).

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

Según sea el nivel de análisis, para los biólogos evolucionistas las tesis explicativas de la adaptación son tesis infaltables; si las ventajas adaptativas de un órgano pueden ser demostrables, entonces tienen la razón, y si no son demostrables, suponen que de alguna manera existen (Ruse, 1972, 1980).

Actualmente se postulan hipótesis de adaptación con enfoques cladistas; bajo este criterio se construyen predicciones basadas en comparaciones de caracteres apomórficos (derivados) con caracteres plesiomórficos (primitivos) (Coddington, 1988).

En estas metodologías de naturaleza filogenética se discriminan las adaptaciones a partir de las explicaciones sobre la evolución de un carácter. Para constituirse en adaptativo, un carácter debe proveer al organismo de una utilidad y haberse generado históricamente mediante la acción selectiva (Baun, 1991).

Obstáculos de comprensión

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

1. Existen desaciertos frente a la noción de función ya que con frecuencia se confunde una adaptación con un proceso funcional (Pranger, 1990).

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

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

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

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

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

Otro carácter metodológico es la "atomización" del organismo, con lo que se pretende comprender la utilidad adaptativa de cada una de las partes tomadas aisladamente (Gould y Lewontin, 1979). Son bien conocidas las críticas de Gould y Lewontin (1983) al programa adaptacionista, en el cual se considera que todos los caracteres responden a una adaptación particular. Ellos demuestran que los obstáculos de comprensión responden a concepciones utilitaristas y a reduccionismos.

Finalmente, estos autores (Gould y Lewontin, 1983) expresan: "El programa adaptacionista nos ha conducido frecuentemente a una biología evolutiva basada en las partes de los organismos y en sus genes, pero no tiene en cuenta a los organismos mismos. Este programa subestima la importancia del desarrollo y la arquitectura. Un enfoque pluralista podría reubicar en el seno de la teoría evolutiva a los organismos enteros con toda su complejidad desconcertante, pero aún inteligible".

Conclusiones

El carácter problemático en la búsqueda de una noción unificada sobre la adaptación en la biología es uno de los elementos centrales en las reflexiones del biólogo actual en torno a la evolución de la vida y de los organismos. Si bien es cierto que la genética y la biología de poblaciones han esclarecido en los últimos diez años serias dudas sobre las expresiones del fenómeno adaptativo, todavía se vislumbran nuevas respuestas a partir de las tesis actuales, lo que ensancha el panorama en el terreno de la epistemología. A manera de conclusiones, se puntualizan los siguientes aspectos:

- No existe una única definición sobre la noción de adaptación en la biología.
- La adaptación debería definirse por sus efectos y no por sus causas (factores intrínsecos), ya que estas son excesivamente difíciles de precisar y cuantificar. En el primer caso, las adaptaciones son la expresión de los mecanismos de selección al interior de las poblaciones.
- Cuando un sujeto lanza hipótesis acerca de las adaptaciones se requeriría conocer el contexto que le da a la dimensión temporal, ya que existen adaptaciones a corto y a largo lazo (estudios microevolutivos y macroevolutivos de la adaptación). Así mismo, es primordial conocer las categorías a las cuales se restringen las explicaciones adaptativas.
- La "compartimentalización" de los caracteres en un organismo es uno de los obstáculos extrínsecos más importantes en la elaboración de explicaciones sobre fenómenos adaptativos.
- La casi incapacidad en la comprobación de ventajas adaptativas en casos concretos posibilita la prevalencia del programa adaptacionista.
- El peligro de mantener un círculo lógico (problema de la circularidad lógica) en las explicaciones adaptativas radica en definir la vida por la capacidad adaptativa y viceversa

Bibliografía

Ayala, F. (1970), "Teleological Explanations in Evolutionary Biology", en *Philosophy of Science*, 3 (1), pp. 1-15.

Backer, H. (1966), *Reasoning about Adaptations in Ecosystems. Bioscience*, American Institute of Biological Sciences, Washington, DC, Vol. 16, No. 1, pp. 35-37.

Barbault, R. (1988), "Body Size, Ecological Constraints and the Evolution of Life-History Strategies", en Hecht, M.; Wallace, B. y Prance, G. (eds.), *Evolutionary Biology*, Plenum Press, New York, Vol. 22., pp. 291.

Baun, D. y Larson, A. (1991), "Adaptation Reviewed: A Phylogenetic Methodology for Studying Caracter Macroevolution", en *Syst Zool*, 40(1), pp. 11-18.

Bernard, C. (1959), *Introducción al estudio de la medicina experimental*. Ed. El Ateneo, Buenos Aires, p. 267.

Coddington, J. (1988), "Cladistics Tests of Adaptational Hypotheses", en *Cladistics*, 4, pp. 3-22.

Colinvaux, P. (1986), "Por qué son escasas las fieras", en *Una introducción a la ecología*. Biblioteca de Divulgación Científica, Ed. Orbis, S.A., Barcelona, p. 185.

Clutton-Brock, T. y Harvey, P. (1979), *Comparison and Adaptation*, Proc Roy Soc Lond B, 205, pp. 547-565.

Dobzhansky, T. Ayala, F. Stebbins G. y Valentine J. (1977), *Evolution*. Freeman, San Francisco.

Futuyma, D. (1986), *Evolutionary Biology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Gould, S. y Lewontin, R. (1979), *The Spandrels of San Marcos and the Panglossian Paradigma*. A Critic of the Adaptations Program, Proc Roy Soc Lond B, 205, pp. 581-598.

Gould, S. y Lewontin, R (1983), "La adaptación biológica", en *Mundo Científico*, 3 (22), pp. 214-223.

Grasse, P. (1977), *Evolución de lo viviente*, Ed. Blume, Madrid, p. 393.

Hill, R. (1980), *Fisiología animal comparada: un enfoque ambiental*, Ed. Reverté, Barcelona, p. 901.

Hutchinson, G. (1981), *Introducción a la ecología de poblaciones*. Ed. Blume, Barcelona, p. 492.

Levins, R. (1968), *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Princeton University Press, New Jersey.

Lewontin, R. (1984), "Adaptación", en *Investigación y ciencia*. Ed. Labor, Barcelona, p. 173.

Limoges, C. (1976), *La selección natural*. Ed. Siglo XXI, México.

Margaleff, R. (1986), *Sucesión y evolución: su proyección biogeográfica* en Paleontologia y Evolución 20, pp. 7-26.

Marx, Ch. (1977), "Los procesos de adaptación en biología", en Piaget, J. (eds.), *Los procesos de la adaptación*. Ed. Nueva Visión. Buenos Aires, pp. 29-74.

Maynard-Smith, J. (1975), La teoría de la evolución. Ed. Blume, Madrid, p. 372.

Meyer, F. (1977), "El concepto de adaptación", en Piaget, J. (eds.), *Los procesos de la adaptación*, Ed. Nueva Visión, Buenos Aires, pp. 13-27.

Morales, E. (1988), "Diferentes enfoques para entender las adaptaciones de los organismos: Estrategias de ciclo de vida", en *Revista Ciencias*, México, (2), pp. 37-43.

Moya, A. (1989), *Sobre la estructura de la teoría de la evolución*. Ed. Anthropos, Nueva Ciencia 5, Barcelona, p. 174.

Pranger, R. (1990), "Towards a Pluralistic Concept of Function: Function Statements in Biology", en *Acta Biotheoretica*, 38, pp. 63-71.

Ruse, M. (1972), "Adaptation", en *Philosophy of Science*, 39, pp. 525-528.

Ruse, M. (1980), *Sociobiología*. Ed. Cátedra, Madrid, p. 312.

Valentine, J. (1985), "Estrategias genéticas de la adaptación", en Ayala, F. (ed.), *Evolución molecular*, Ed. Omega, Barcelona, p. 285.

Williams, G. (1966), *Adaptation and Natural Selection. A Critique of some Current Evolutionary Thought*, Princeton University Press.

ESPECIE: ¿ES O SON?

Fernando Fernández
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia
Bogotá, Colombia

Julio Mario Hoyos
Pontificia Universidad Javeriana
Bogotá, Colombia

Daniel Rafael Miranda Esquivel
Laboratorio de Sistemática y Biogeografía, Universidad Industrial de Santander
Bucaramanga, Colombia

Introducción

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

Es tan común esta palabra en nuestros entornos que podríamos inclinarnos a pensar que la especie es una de las entidades más fáciles de delimitar y entender en biología. Si no fuera así, ¿por qué todos hablamos tanto de especie?, ¿por qué largos catálogos y monografías de, por ejemplo, las aves de un país o región? Un gato es un gato, y todos los gatos son una misma especie. ¿Donde está, entonces, el problema de la especie, tal como se ha planteado en diferentes publicaciones, encuentros y claustros?

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

Desde hace mucho tiempo filósofos y naturalistas han entendido este problema y han propuesto soluciones. Desde la revolución darwiniana la discusión adquirió mayores dimensiones, y los últimos años han sido testigos de propuestas firmes, dominadas, por un lado, por el concepto biológico de especie de Ernest Mayr y, por otro, por las nuevas aproximaciones filogenéticas de los biólogos de la

escuela cladística. Como resultado, tenemos un mosaico de definiciones, cada una enfatizando diferentes aspectos (Tabla 1) y cada una con puntos a favor y en contra.

La definición de especie: una aproximación biológica y filogenética

Que la especie exista como cualquier otro taxón o tenga existencia diferente a la de taxones supraespecíficos, o aun que no exista en absoluto sino que sea una construcción de nuestras mentes, es un problema que llega al terreno filosófico, y de él no nos ocuparemos ahora. Sin embargo, vale la pena enfatizar en el hecho de que hay quienes piensan que el problema de la especie es más filosófico que empírico (Pigliucci y Kaplan, 2006), pero se puede presentar evidencia que muestra que es un problema empírico de difícil resolución: para la especie *Astraptes fulgerator*, Herbert y colaboradores (2004) usaron una secuencia de ADN como código de barras y encontraron diez especies, sin embargo, al realizar un análisis de nuevo de los mismos datos por parte de Brower (2006), se demostró que solo existe soporte para máximo siete especies.

La Tabla 1 presenta una pequeña muestra de definiciones de especie propuestas desde comienzos de siglo: de mayor relevancia actual son el concepto biológico de especie (BSC, por su sigla en inglés) y una de las versiones del filogenético (PSC, *ídem*). El primero fue popularizado por Mayr en 1963 y después modificado por Ashlock (1991), y el segundo por Eldredge y Cracraft (1980), con modificaciones como la propuesta por Wheeler y Platnick (2000); actualmente se usa una aproximación molecular a este último en la forma del análisis cladístico de haplotipos o CHA (Brower, 1999).

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

Bock, en 1979, escribe: "Ya que el concepto de especie es no-dimensional, no es posible hablar de edad de las especies u origen de las especies o de vida y muerte de una especie".

Esta crítica es recogida por Ax (1987), para quien todo lleva a pensar que una condición básica, y necesaria, para resolver la historia de los organismos vivientes, es probar que los taxones objeto de sistematización son reflejos reales de la naturaleza viviente y no, tal vez, una creación arbitraria del hombre. Por tanto, necesitamos por lo menos una definición de especie que nos permita reconocer esta realidad directa o indirectamente en la naturaleza.

Es obvio que estas definiciones deben poseer unas condiciones espacio temporales especiales que permitan incluir a todos los organismos de la naturaleza, con el fin de considerarlos como entidades evolutivas. El concepto biológico de especie no cumple con algunas de estas características esenciales, puesto que carece de delimitación espacio-temporal, es decir, es un criterio no-dimensional (Panchen, 1992; Ax, 1987).

La principal objeción de Ax se centra en que el concepto no es suficiente para interpretar la especie como la unidad básica de evolución. Ello, por la falta de delimitación objetiva de las especies en espacio y tiempo; sin embargo, es posible identificar estrategias de filogeografía con límites para la especie biológica (Avise, 2000).

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

De esta forma, el BSC deja por fuera cualquier idea acerca de los fósiles como especies, debido a la imposibilidad de analizarlos desde el punto de vista de sus potencialidades reproductivas y, por tanto, de su capacidad de entrecruzamiento. Entonces los fósiles dejarán de ser considerados especies para pasar a ser tan solo restos de los individuos actuales. Desde el punto de vista estrictamente espacial, el obstáculo reside en que no se pueden identificar poblaciones como de una misma especie si no se establece su realidad de entrecruzamiento, que solo se lograría hacer con el trabajo en laboratorio, y que no siempre es concluyente, ya que puede presentarse en caso de organismos que produzcan descendientes, pero infértiles más allá de la primera generación.

CONCEPTO	AUTOR	CRITERIO	DEFINICIÓN
Evolutivo	Simpson, 1961	Evolutivo	Conjunto de poblaciones que comparten un destino evolutivo común.
Evolutivo	Wiley, 1979	Evolutivo	Linaje individual de poblaciones ancestro-descendientes que mantiene su identidad frente a otros linajes y que tiene su propia tendencia evolutiva y destino histórico.
Biológico (BSC) o de aislamiento	Mayr, 1940-1942	Aislamiento reproductivo	Grupo de poblaciones naturales real o potencialmente entrecruzables, aisladas reproductivamente de otras.
Biológico (BSC) o de aislamiento	Mayr, 1941	Aislamiento reproductivo	Conjunto de poblaciones que comparten un mismo lugar y están reproductivamente aisladas de otras.
Biológico (BSC)	Dobzhansky, 1935	Aislamiento reproductivo	La especie es la más grande e inclusiva población mendeliana (población mendeliana: comunidad reproductiva de individuos sexuales con fertilización cruzada que comparten un pool común de genes)
Biológico (BSC)	Grant, 1981	Aislamiento reproductivo	La unidad básica de la clasificación formal
Biológico (BSC)			Los grupos más pequeños consistente y persistentemente distinguibles por métodos ordinarios.
Filogenético	Eldridge y Cracraft, 980; racraft, 1983, 1989	Cladístico	Conjunto basal e irreductible de organismos diagnosticablemente distintos de otros conjuntos, y dentro del cual existe un patrón parental de ancestro-descendiente.
De Reconocimiento	Paterson, 1985	Sistema de fertilización	La población más inclusiva de organismos biparentales que comparten un mismo sistema de fertilización.
Cohesivo	Templeton, 1989	Cohesión fenotípica	Conjunto más inclusivo de organismos que comparten los mismos mecanismos de cohesión fenotípica.
Ecológico	Van Valen, 1976	Ecológico	Linaje o conjunto de linajes afines que evoluciona en forma independiente y ocupa una zona adaptativa determinada (ocupa un nicho)
Ecológico	Du Rietz, 1930	Ecológico	Las poblaciones naturales más pequeñas permanentemente separadas de otras por una discontinuidad distinta en las series de biotipos
Agámico	Cain, 1954	Reproductivo	Grupo de poblaciones con reproducción uniparental
Selectivo	Slobodchikoff, 1976	Presión de selección	Población genéticamente homogénea que mantiene su coherencia por presiones selectivas.
Económico	Ghiselin, 1975	Económico	La más amplia unidad en la economía natural en la cual existe competición reproductiva entre sus miembros.
Morfológico (morfoespecie)	Cain, 1954	Semejanza morfológica	Individuos que forman una población morfológica y geográficamente independiente de otras.
Palentológico	Simpson, 1961	Cronológico	Linaje cronológicamente definido.
Fenético	Michener, 1970; Sokal, 1973	Numérico	Poblaciones frenéticamente similares por cualquier carácter medible.
Pragmático	Cronquist, 1978	Utilitarista	Conjunto más pequeño de organismos diagnosticablemente diferenciables de otros
		Folclor	Lo que cada población local, etnia, etc. asimila como "especie"
Autoapomórfico	Queiroz y Donogue, 1988	Cladístico	Unidad más pequeña cladísticamente resuelta (que posee al menos un carácter que la diferencia de otras)
Genético	Lotsy, 1914	Genotípico	Cada genotipo reconocible que puede ser tratado como una especie.
Genético	Escuela de Britton y Uvarov	Fenotípico	Cualquier entidad merecedora de un nombre puede considerarse de nivel especie (no referido a subespecies y razas)
Relativista	Mishler y Brandon, 1987	Utilitarista	Lo que cada investigador juzgue para cada grupo bajo su estudio.

TABLA 1.

Recoge la formulación con la fecha más conocida y/o reciente de tal definición, sin contemplar la primera fecha de formulación. Dentro del concepto evolutivo se han separado las ideas de Simpson y Wiley por considerarlas diferentes, lo mismo que las formulaciones de Dobzhansky y Mayr, aunque en ambos casos se utilicen los mismos rótulos.

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

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

Procesos y conceptos en evolución

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

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

La creciente suma de reparos al BSC, junto con el surgimiento y expansión de la escuela cladística de clasificación, han propiciado una alternativa al problema de la definición de especie. En 1980, Eldredge y Cracraft proponen el concepto filogenético de especie (PSC), el cual privilegia la idea de reconocimiento y no la de aislamiento reproductivo (Tabla 1). Esta definición, recoge, obviamente

la idea de patrón ancestro-descendiente, formulada años atrás por Simpson y después por Wiley, que es diferente a la concepción darwiniana de ancestro-descendiente.

El PSC posee ventajas operativas y se desprende de muchos de los problemas del BSC, tales como el aislamiento reproductivo, un criterio que ya no es decisivo. Sin embargo, como toda propuesta, no escapa a sus propios problemas y dificultades; por ejemplo, desde el punto de vista morfológico no es fácil definir de forma diagnosticable la diferencia en especies o poblaciones con amplia variedad. De hecho, una consecuencia extremadamente importante de la aplicación de este concepto en la biología, podría ser la multiplicación inmediata del número de especies. Por ejemplo, muchas poblaciones categorizadas como subespecies cambiarían su estatus por el de especie, y en grupos donde es común la presencia de especies politípicas (con varias subespecies) se podrían dar súbitos aumentos en la diversidad.

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

Como ejemplo de las consecuencias empíricas de la aplicación del BSC o del PSC a procesos de diversificación en la naturaleza, veamos brevemente uno de los casos presentados por Cracraft (1989) sobre especiación. Existe un género de aves australianas, *Daphoenositta*, que se ha estudiado con detalle desde hace varios años, y del cual se conocen cinco grupos bien diferenciados geográficamente (Figura 1A). Hacia finales de los cuarenta, estas cinco poblaciones eran consideradas alopátricas (sin contacto entre sí) y se definían como cinco especies; estudios posteriores mostraron que sus rangos eran mayores a los conocidos y que incluso estas especies hibridizaban en ciertos lugares. La hibridación implicaba la no existencia de aislamiento reproductivo, lo que condujo a algunos investigadores a considerar a todos estos grupos como una sola especie politípica (con varias subespecies), y se llegó a proponer una compleja historia en la génesis, contracción y ulterior expansión de los cinco grupos, debido a cambios climáticos en el continente.

Cracraft duda de que este sea un caso ilustrativo del BSC. ¿Cuál es aquí la unidad de evolución?, ¿la especie en conjunto o cada una de las subespecies? Un análisis cladístico (Figura 1B) muestra las relaciones filogenéticas dentro de los taxones. Esta hipótesis indica relaciones entre las especies que sugieren procesos que en el pasado provocaron una separación de algunas poblaciones que constituirían las actuales especies. Esta propuesta puede compararse con la de otros grupos donde se busca congruencia entre los patrones de relación histórica y la distribución espacial. Al parecer, el análisis filogenético en el género, y la aplicación del PSC, muestra una historia compleja y muy diferente al cuadro observado bajo el criterio del BSC. Colocar todo este proceso bajo la etiqueta de una sola especie

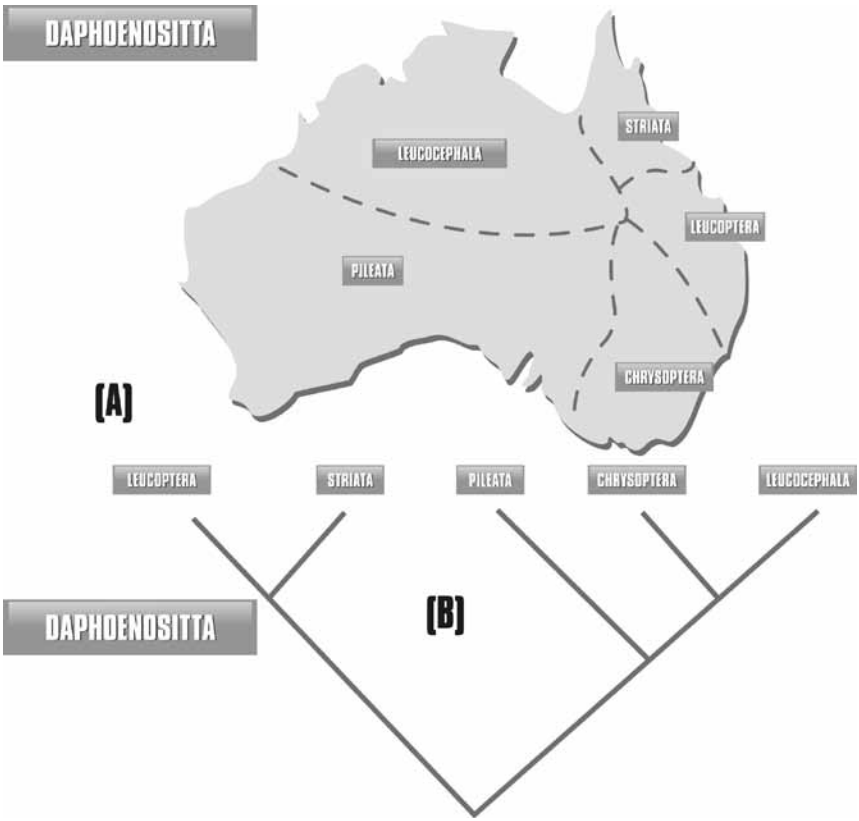


FIGURA 1.

Figura 1. Distribución geográfica (A) e hipótesis de filogenia (B) de las especies de sitelas australianas (género *Daphoenositta*) (Tomado de Cracraft en Otte, y Endler, 1989).

enmascara patrones y procesos que merecen la atención del investigador. La hibridación no reforzaría la idea de una sola especie, sino de especies diferentes que retienen la capacidad de cruzamiento como un recuerdo del pasado.

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

Ningún investigador puede evitar cada teoría, o conjunto de datos, sin el matiz de su propia interpretación. El concepto de especie, cualquiera que sea, debe incluir (pero no basarse exclusivamente) en su definición el punto de vista de esta como una unidad de evolución, tal como lo sugiere Wiley (1981), sin que por ello tenga que aceptarse de inmediato su concepto de especie evolutiva.

Algunas preguntas acerca de nombres, conceptos e ideas

El problema central de una definición de especie está en lo que esperamos de ella; al fin y al cabo hay quienes dicen (e.g. Mishler y Brandon, 1987) que **especie** es lo que cada investigador piensa que es. Por otra parte, puede ser que, como recientemente lo ha hecho notar O´Hara (1993), el problema de la especie como objeto de definición sea simplemente insoluble: no por falta de conocimiento sino por el problema mismo de la definición. ¿Hemos de dejar este problema de lado?

Si se habla de distintas cosas, surge la pregunta de si es necesario algún concepto sobre la cosa, en este caso la especie. Cuando nos referimos a la naturaleza, vemos en ella una serie de situaciones y fenómenos continuos, sin limites o distinciones entre ellos; a su vez, vemos una serie de discontinuidades que nos obligan a pensar que dentro de ese mar casi homogéneo existen diferencias que se pueden hacer explícitas, y por tanto puede aplicarse un sustantivo a ellas generan comunicación. Tal diferenciación entre pedazos del mundo es un concepto referencial, dado por el marco o el instrumento para observar. Tomemos el

caso de una fotografía en tres visiones distintas: a cien metros de distancia, a distancia normal o vista bajo el estereoscopio. Una unidad es, en relación con las demás partes, de acuerdo con aquello (propiedades) que posee la unidad y no las otras o viceversa, pero esta diferenciación que nos permite distinguir en primera instancia algo de los demás, nos ciega a otras propiedades que unen y distinguen las partes.

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

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

1. Aunque se supone que el criterio (concepto *versus* definición) tiene que ser operativo, debe a la vez sospecharse de la alta instrumentalización de la idea, en ese sentido el "código de barras" (*barcoding* en inglés) lleva al máximo el pragmatismo y la hiperinstrumentalización hasta llegar a la especie que es su código de barras.
Corolario: los criterios deben asumirse o suponerse y no pueden ser hechos explícitos de facto en la descripción de la especie; no deben ser usados, a riesgo de vivir asumiéndolo todo.

2. Cualquiera que sea el concepto, debe definir clara y explícitamente los límites de aplicación, tanto a nivel de resolución/marco de referencia, como de las circunstancias espacio/temporales de los organismos en cuestión.

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

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

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

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

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

2. Eludir el problema y no preocuparse por definir la especie. Es la posición de O'Hara, quien sugiere quitarnos esa pesada cruz de encima.

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

4. Considerar la especie como un concepto (como, por ejemplo, el concepto "mesa") cuyas diferentes definiciones construidas se basan en criterios disímiles. Aquí nos atenemos a la propuesta de Pigliucci, quien lo ve más como un problema filosófico que empírico.

Bibliografía

Avise, J. (2000), *Phylogeography: The History and Formation of Species*, Harvard University Press, Cambridge, MA.

Ax, P. (1987), *The Phylogenetic System. The Systematization of Organisms on the Basis of their Phylogenesis*. John Wiley and Sons, Chichester.

Bock, W. (1979), "The Synthetic Explanation of Macroevolutionary Change-a Reductionist Approach", en *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 13, pp. 20-69.

Brower, A. (1999), "Delimitation of Phylogenetic Species with DNA Sequences: A Critique of Davis and Nixon's Population Aggregation Analysis", en *Systematic Biology*, 48 (1), pp. 199-213.

Brower, A. (2006), "Problemas con los barcodes de la DNA para la delimitación de la especie: especie del diez de *Fulgerator de Astraptes* valorado de nuevo (Lepidoptera: Hesperiidae)", en *Sistemática y biodiversidad*, 4(2), pp. 127–132.

Cracraft, J. (1989), "Speciation and its Ontology: The Empirical Consequences of Alternative Species Concepts for Understanding Patterns and Processes of Differentiation", en Otte, D. y . Endler, J. A. (eds.), *Speciation and its Consequences*, Sinauer, U.S.A., pp. 28-59.

Eldredge, N. y Cracraft, J. (1980), *Phylogenetic Patterns and Evolutionary Process*, Columbia University Press, U.S.A.

Hebert, P., Penton, E., Burns, J., Janzen, D. y Hallwachs, W. (2004). *Diez especies en una: El código de barras del ADN revela especies crípticas en la mariposa neotropical del capitán Astraptes fulgerator*. Actas de la Academia Nacional de Ciencias de U.S.A., pp. 101, 14812–14817.

Mayr, E. y Ashlock, P. (1991), *Principles of Systematic Zoology*, McGraw-Hill, U.S.A.

Mishler, B. y Brandon, R. (1987), "Individualism, Pluralism, and the Phylogenetic Species Concepts", en *Biology and Phylosiphy*, 2, pp. 397-414.

O'Hara, R. (1993), "Systematic Generalizations, Historical Fate, and the Species Problem", en *Systematic Biology*, 42, pp. 231-246.

Otte, D. y Endler, J. (eds.) (1989), *Speciation and its Consequences*, Sinauer Associates, Massachusetts.

Panchen, A. (1992), *Classification, Evolution, and the Nature of Biology*, Cambridge University Press, U.S.A.

Pigliucci, M. y Kaplan, J. (2006), *Making Sense of Evolution: The Conceptual Foundations of Evolutionary Biology*, The University of Chicago Press.

Wheeler, Q. y Platnick, N. (2000), "The Phylogenetic Species Concept (sensu Wheeler and Platnick)", en Wheeler Q. & Meier, R. (Ed.), S*pecies Concepts and Phylogenetic Theory*. A Debate, Columbia University Press, N.Y, pp. 55-69.

Wiley, E. (1981), *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*, Wiley & Sons, New York.

LOS VIRUS DE ARN COMO MODELOS PARA EL ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN EXPERIMENTAL

Andrés Moya
Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva
Universidad de Valencia
Centro Superior de Investigación en Salud Pública (CSISP)
CIBER en Epidemiología y Salud Pública
Valencia, España

José Manuel Cuevas
Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva
Universidad de Valencia
CIBER en Epidemiología y Salud Pública
Valencia, España

La individualidad genética y el éxito evolutivo

La biología siempre ha tenido por delante, cuando se ha enfrentado al problema de la explicación, el reto de la complejidad, especialmente la de las formas o la de las estructuras. La biología, según García-Bellido (1994), estudia las formas (moléculas, células y organismos), sus interacciones y transformaciones. La complejidad de aquellas puede abordarse de manera numérica, simplemente evaluando el tipo y número de estructuras que aparecen dentro y entre diferentes niveles de organización biológica. Se trata de un interesante ejercicio que nos va a llevar a una conclusión relevante.

Hay 4 nucleótidos, y 64 codones para el código genético universal que son constantes. La longitud de las secuencias nucleotídicas de los genes, en cambio, varía enormemente, desde apenas una centena hasta varios órdenes de magnitud mayor. También es variable el número de genes en los diferentes organismos, aunque el rango de variación no es tan elevado como en el caso anterior. El rango para el número de clases de células, tejidos y órganos no va más allá de uno a unos cientos y cuando accedemos al de los individuos nos encontramos

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

desde especies con número mínimo a especies con cifras astronómicas. Lo mismo puede decirse del rango de variación del número de especies, que, siendo menor que el de la variación del anterior nivel, va desde pocas especies para grupos concretos, a grupos millonarios. Si seguimos con escalas superiores, encontramos que el número de categorías taxonómicas disminuye, así como el rango de variación de las mismas.

El ejercicio del que hablábamos anteriormente es el de tomar los máximos (correspondientes a los diferentes conjuntos establecidos para los diferentes niveles de organización biológica) y compararlos. El resultado es el siguiente: si hacemos abstracción de las categorías para clasificar por niveles de organización y comparamos solamente los números máximos a que tales categorías nos han llevado, observamos el carácter preponderante, numéricamente hablando, que tienen los individuos. En comparación con ellos, hay pocas clases de nucleótidos, a la vez que pocos codones, genes, tipos celulares, tejidos y órganos, pocas especies y categorías taxonómicas superiores. La forma de la distribución de este número no es necesariamente piramidal, pero el máximo de estos máximos, es indudable, corresponde al individuo. Se puede argumentar que esta clasificación por máximos es falaz, atendiendo a que la introducción de nuevas categorías en la clasificación haría que el máximo correspondiera ahora a una nueva categoría. Por ejemplo, si introducimos la categoría de especie molecular, nos encontramos con que el máximo en un momento dado de una molécula concreta, relevante biológicamente, puede ser de varios órdenes de magnitud mayor que la del número de individuos de la especie más numerosa. O también el número de células de un organismo, o el número de un tipo celular concreto.

Hay, no obstante, un criterio auxiliar para seguir haciendo preponderante la cantidad de individuos de una especie. Se trata de cualificar el número de individuos o individualizar. De una especie molecular puede haber cifras astronómicas en un cierto momento, pero son formas de un tipo dado. Lo mismo puede decirse de, por ejemplo, la cantidad de células de un tipo específico. Es otra cuestión decidir qué es eso de individualizar, y es el motivo de preocupación de más de un biólogo (Buss, 1987)). El individuo parece un éxito evolutivo, una conquista, al menos numéricamente hablando. La teoría de la selección natural, aunque no exclusivamente ella, puede darnos cumplida respuesta sobre por qué las especies varían tanto numéricamente: ello tiene que ver con el éxito relativo, en términos reproductivos, que tienen los individuos componentes de unas frente a otras

(Williams, 1993). La individualidad biológica es, en buena medida, genética, y está formada por un conjunto de genes con sus variantes alélicas, más o menos particulares.

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

Los virus de ARN

Parece, por tanto, que el número de individuos, matizado con la individualidad genética, suponen un logro y definen el éxito evolutivo. Si nos atenemos a este doble criterio encontramos que los virus de ARN han tenido gran éxito evolutivo. Siguiendo el criterio de número, difícilmente vamos a encontrar concentraciones mayores de partículas por unidad de volumen, que las que se estiman para este tipo de estructuras. El tamaño, puede pensarse, ha debido actuar negativamente en contra de aquella variable, pues, en general, grandes tamaños requieren mayores recursos, y pequeños tamaños, recursos menores, de tal suerte que para la misma unidad de volumen de recursos podemos tener mayor número de pequeños. Pero parece cierto, también, que la individualidad genética, en general, acompaña más a los individuos de gran tamaño, matizando apropiadamente el éxito numérico del que hablábamos antes. Los virus de ARN constituyen estructuras de gran éxito en ambos sentidos: no solo por su capacidad para

generar mayores números en poco tiempo y espacio sino, y lo que puede ser más interesante, porque son de un elevado grado de individualidad genética.

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

Teniendo en cuenta que es despreciable la probabilidad de que el nucleótido mutado sea el mismo en dos partículas virales descendientes, nos enfrentamos a la situación de que si una partícula viral infecta una célula, las eventuales 100 partículas virales descendientes serán distintas en un nucleótido entre sí y con respecto a la partícula paterna. En otras palabras, tendremos un nivel uno de individualidad genética en nuestra población. La razón que explica tan elevada tasa de mutación es que la polimerasa viral, la molécula encargada de la replicación del virus, no tiene un sistema de reparación de errores, como el de las polimerasas que replican ADN, que corrija la incorporación errónea de nucleótidos en la replicación de la cadena paterna. Un virus de ARN no puede llevar volúmenes de información muy superiores al número de kilobases antes mencionado. Su propia capacidad de generar mutaciones a alta frecuencia le llevaría a perder la capacidad de tener codificados eficazmente todos y cada uno de sus genes si tuviese tamaño mayor. Hay una conocida relación entre el tamaño máximo que puede tener un genoma y la tasa de mutación a la que está sometido. Es lo que se conoce como umbral de error (Maynard-Smith, 1989). Los virus de ARN, como posiblemente otras estructuras replicativas en las primeras fases de la evolución prebiótica, tienen unos límites de tamaño (no mayor a unas 15 kilobases) y, por tanto, de complejidad genética. De hecho, la existencia teórica de este umbral de error ha llevado al desarrollo de una nueva terapia antiviral conocida como mutagénesis letal, donde se emplean agentes mutagénicos específicos de ARN, con el fin de obtener un incremento artificial en la tasa de

mutación. Sin embargo, incluso esta estrategia antiviral presenta inconvenientes, ya que se ha observado que los virus pueden generar mecanismos potenciales de resistencia a la acción de compuestos mutagénicos, como por ejemplo un aumento en la fidelidad de la polimerasa viral.

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

Nada nuevo decimos que no esté enmarcado en el programa neodarwinista de investigación. Estudios clásicos en *Drosophila* han mostrado que la variabilidad genética, un parámetro estimable en las poblaciones, tiene un papel predominante en el éxito relativo de las mismas frente a situaciones que supongan nuevas adaptaciones. De hecho, el éxito de la relativamente más alta individualidad genética de una población o especie de *Drosophila* frente a otra, se traduce en una mayor productividad de individuos por unidad de recurso. No obstante, el problema asociado a este tipo de trabajo con organismos es el de la nítida dilucidación de cuáles son los genes que están contribuyendo a que, genéricamente, exista tal incremento en la productividad relativa. Además, de la presencia continua de tal variación se hace una extrapolación muy verosímil, avalada por infinidad de ejemplos tomados de la historia evolutiva, a saber: se puede llegar a nuevas situaciones biológicas, incluso nuevas especies. Sin embargo, dos cuestiones hacen siempre duro el programa neodarwinista: una es determinar cuáles son los cambios genéticos que se han producido y que implican mayor éxito selectivo, y la otra es demostrar que la acción continuada de la selección de una población frente a la otra pueda tener relevancia evolutiva como la que, por otra parte, se observa cuando se mira la historia evolutiva misma —y que lleva a pensar de una manera muy consistente que, por ejemplo, la aparición de nuevas especies es producto de la acción positiva de la selección diferencial a favor de poblaciones más variadas genéticamente—. Es el clásico problema de que no hay experimentador que pueda vivir los tiempos geológicos necesarios, para asistir a la transformación explicable en los términos que supone la teoría de la selección natural.

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

El estudio de los virus de ARN puede ayudar en gran medida a la resolución de

estos dos problemas. El primero, el de la complejidad genómica, queda reducido necesariamente, pues hay unos límites impuestos a la capacidad de los virus de ARN de poder generar sistemas más complejos, en términos de longitud genómica. Pequeños genomas permiten abordar el problema de cartografiar qué cambios genéticos están determinando modificaciones en la capacidad reproductiva de una estructura viral, mejor que los genomas estructural y funcionalmente mucho más complejos, donde siempre se puede argumentar el papel desempeñado por la ontogenia (es decir, el desarrollo), así como la relevancia de la individualidad genética. Por tanto, el problema de las leyes de transformación que regulan el paso del genotipo al fenotipo, y que ponen de manifiesto que no se pueden hacer fáciles extrapolaciones de un espacio al otro sin conocer las citadas leyes (Lewontin, 1974), queda sustancialmente mitigado con este tipo de organismos, puesto que, o bien la correspondencia es bastante biunívoca, y un cambio a nivel genotípico supone un cambio a nivel fenotípico, o es menos difícil la determinación de la relación entre ambos tipos de cambios que en organismos más complejos. De hecho, en virus de ARN hay que destacar la frecuente aparición de convergencias, a nivel molecular, en linajes independientes con dinámicas adaptativas similares. Esta aparición recurrente de un número relativamente reducido de mutaciones concretas, evidencia el alto grado de restricción funcional presente en virus de ARN, en contraposición con su enorme variabilidad potencial.

El segundo problema es el de la experimentación. La individualidad genética de los virus de ARN es bastante general, y esa propiedad es similar a la de organismos más complejos, aunque sea un logro evolutivamente convergente. La cuestión es si podemos probar los efectos evolutivos en las poblaciones de virus de ARN, de la citada propiedad, disponiendo, por ejemplo, de poblaciones con diferente grado de individualidad (variabilidad genética). La cuestión se puede enfocar de otra manera, y es recurriendo a la tasa de mutación y a la acumulación (fijación) de mutaciones con el tiempo. Un virus de ARN puede sufrir, en un periodo de un año natural, cambios genéticos equivalentes a los que sufriría un organismo de ADN en un millón de años.

El razonamiento es el siguiente. Entendemos por sustitución nucleotídica el proceso por el cual un cambio mutacional de un nucleótido se extiende o fija a toda la población o especie. La comparación de conjuntos de genes de

un virus de ARN aislados en momentos diferentes, proporciona estimaciones de sus tasas de sustitución nucleotídica del orden de 10^{-3} sustituciones por nucleótido y año —como se ve, del mismo orden que la tasa de mutación. Kimura (1983) es una excelente referencia para entender la teoría neutral de la evolución molecular—. La misma aproximación, llevada a cabo con grupos de genes de organismos de ADN de diferentes especies, aunque muy variables en sus tasas, provee valores de alrededor de 10^{-9} sustituciones por nucleótido y año (Nei, 1987). A escala molecular la lección parece clara: los genomas de ARN consiguen transformaciones evolutivas en tiempos seis órdenes de magnitud más bajos que los genomas de ADN. En otras palabras, un virus de ARN puede conseguir en un año los cambios que experimenta un organismo de ADN en un millón de años. La capacidad exploradora de un virus en el espacio de secuencias es un millón de veces mayor para la misma unidad de tiempo que la de un organismo de tipo ADN. Lo interesante en este caso es que la unidad de tiempo puede ser aceptable para un observador humano: podemos llegar a ver grandes acontecimientos evolutivos en el mundo de los virus de ARN.

Hay evidencias en la historia evolutiva de los virus de ARN que hacen verosímiles las cifras que estamos dando. En la actualidad la mayor parte de las patologías humanas, animales y vegetales que resisten con persistencia a los tratamientos con vacunas, proceden de organismos de tipo ARN (gripe, hepatitis C, sida, fiebre aftosa, tristeza del naranjo, por ejemplo). Incluso somos capaces de apreciar la supuesta aparición espontánea de nuevas patologías que, muchas veces, vienen asociadas con la identificación de un nuevo tipo viral (virus emergentes) (Holmes, 2009). En consecuencia, no resulta descabellado pensar que los virus de ARN, en especial si están desarrollando estrategias de resistencia frente al sistema inmune o sistemas de vacunación, lo que hacen es sondear en su espacio genotípico, a una velocidad mucho mayor que la de los organismos tipo ADN. La lección evolutiva puede ser importante, y también su conexión con la génesis de novedades evolutivas, incluidas especies virales nuevas (si es que es definible en estos términos).

Tenemos unas entidades altamente individualizadas que generan poblaciones muy heterogéneas desde el punto de vista genético. Para describir la heterogeneidad se habla de las poblaciones de virus de ARN como cuasiespecies, término acuñado inicialmente por Eigen, y que ha tenido relativo éxito en el campo de la literatura virológica sobre variabilidad genética. La lección que se extrae de la

observación a corto plazo de los cambios genéticos de los virus de ARN, es que la selección darwiniana parece tener un papel preponderante en la evolución de estas entidades, de tal manera que la fijación de mutaciones (sustitución nucleotídica, de la que hablábamos antes) se produce como consecuencia de la superior ventaja selectiva de variantes que aparecen con cierta periodicidad. Su frecuencia, relativamente alta, hace difícil el camino de la investigación a aquellos grupos empeñados en el desarrollo de vacunas antivirales.

Las propiedades arriba mencionadas inherentes a los virus de ARN, permiten diseñar experimentos de evolución de una forma relativamente sencilla. Para el comienzo del experimento se requiere una población o clon ancestral, a partir del cual se derivan varios linajes, a modo de réplicas experimentales. De este modo se inocula un primer conjunto de botellas donde han crecido las células susceptibles de ser infectadas. Este conjunto agrupa las réplicas experimentales de los tratamientos analizados, tales como presencia de antivirales, distintos tipos celulares, o tamaños poblacionales variables. Una vez completado el efecto citopático de este primer "pase", las muestras obtenidas se diluyen convenientemente para iniciar el segundo pase de la evolución en botellas con células nuevas, y así sucesivamente a lo largo de todo el experimento. Dado que los virus pueden ser conservados en congelación, una vez finalizado el experimento se pueden estimar los cambios que surgen mediante la comparación directa de las formas ancestrales y derivadas en la eficacia biológica. Para ello, se suele hacer uso de marcadores fenotípicos o genéticos que permiten distinguir entre las poblaciones ancestrales y evolucionadas en un mismo cultivo.

Nuevas entidades para viejos principios

Los virus de ARN parecen acomodarse adecuadamente a los principios teóricamente bien establecidos en la genética de poblaciones, y que han tenido o tienen difícil "contrastabilidad" experimental en otros organismos. Uno de estos principios es el conocido en inglés como *Muller´s ratchet*, y que nos permitimos traducir como Rueda dentada de Muller. Este indica que una población finita de organismos con reproducción asexual, una vez que pierdan, como consecuencia de un cuello de botella, la clase de organismos con bajas mutaciones, pasarán a formar una población menos eficaz que la original, precisamente porque la mayor parte de las mutaciones existentes son de tipo deletéreo. Cuando los virus de ARN han sido sometidos a tal tipo de dinámicas experimentales, haciendo pasar a sus poblaciones por cuellos de botella periódicos, se ha observado una

caída sistemática en la eficacia de las poblaciones, en una forma funcionalmente dependiente del tamaño efectivo de la población, parámetro muy sensible a la presencia de cuellos de botella.

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

Contingencia y teoría evolutiva

La historia evolutiva es contingente. Cierto, no parece ser fácil encontrarse con regularidades o repeticiones en ella. En ese sentido no podemos garantizar que los mismos principios darwinistas que parecen controlar la evolución de los virus de ARN sean aplicables a organismos más complejos. Pero tenemos una serie de observaciones que nos pueden llevar a una conclusión relevante, aunque sea por inducción. Así, si, primero, tenemos evidencia experimental de que los virus de ARN operan en forma darwiniana, de que generan transformaciones evolutivas relevantes siguiendo la selección natural; segundo, tenemos evidencias, más difíciles de probar estadísticamente, de que la selección también opera en organismos basados en ADN y, tercero, vemos que la numerosidad y la indi-

vidualidad genética parecen ser propiedades comunes de éxito evolutivo en entidades tan alejadas como un virus de ARN, una bacteria, un protozoo, un insecto o la especie humana, entonces, ¿por qué no podemos razonar inductivamente y decir que la evolución por selección natural es la teoría más consistente para explicar el cambio biológico?

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

Bibliografía

Buss, L. (1987), *The Evolution of Individuality*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

García-Bellido, A. (1994), *Genética del desarrollo y de la evolución*, Arbor CXLVII, pp. 97-110.

Holmes, E. (2009), *The Evolution and Emergence of RNA Viruses*, Oxford University Press, Oxford.

Kimura, M. (1983), *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge.

Lewontin, R. (1974), *Las bases genéticas del proceso evolutivo,* Ed. Omega, Barcelona.

Maynard-Smith, J. (1989), *Evolutionary Genetics*, Oxford University Press, Oxford.

Nei, M. (1987), *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.

Williams, G. (1993), *The Units of Selection*. Oxford University Press, Oxford.

Capítulo 2
FILOGENIA Y SISTEMÁTICA

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

FILOGENIA GENÓMICA EN MOSAICO EN BACTERIAS FIJADORAS DE NITRÓGENO

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

El término mosaico está definido como lo relativo a Moisés, como un nombre proveniente de un verbo que se refiere a las musas y, en su última acepción, el diccionario lo define como aquello que está compuesto de piezas de diferentes colores. En la teoría evolutiva, el origen en mosaico significa que las diferentes partes de un individuo tienen orígenes distintos (Ridley, 1993). Esta es la historia en mosaico de los genomas de bacterias fijadoras de nitrógeno en fríjoles.

Los fríjoles y sus bacterias

Hay cuatro especies de fríjoles que se cultivan: *Phaseolus vulgaris,* el fríjol común; *Phaseolus acutifolius*, fríjol de zonas áridas norteamericanas; *Phaseolus lunatus*, el fríjol de zonas bajas, y *Phaseolus coccíuneus*, el fríjol de alta montaña que además sobrevive por varios años (Velásquez y Gepts, 1994). Hasta hace poco se había estudiado solo unas cuantas poblaciones de *Rhizobium* que hacen nódulos en las raíces de los fríjoles y fijan nitrógeno. Cada bacteria aislada de fríjoles se denominaba *Rhizobium phaseoli*. De la misma manera, las bacterias aisladas de habas (el género Vicia) se llaman *Rhizobium viciae*. Esta era una clasificación ecológica de los tipos de bacterias.

Las clasificaciones de las especies

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

Una de las formas más aceptadas por los evolucionistas para clasificar a las especies de plantas y animales es mediante sistemas que tomen en cuenta el

origen de las especies. En ese sentido, la clasificación de especies cercanas se hace con base en si tuvieron un ancestro común más reciente que con otras (Figura 1). Así, por ejemplo, el hombre comparte un antepasado común más reciente con los perros que con los peces: con los primeros, el ancestro común más próximo vivió entre hace 50 y 100 millones de años, mientras que el antepasado común más reciente entre nosotros y los peces vivió entre hace 300 a 400 millones de años aproximadamente. Por eso en las clasificaciones estamos más cerca del perro que del pez.

No hay que olvidar que además es común encontrar una correlación entre la similitud en la apariencia de dos especies y el tiempo desde que existió su ancestro más próximo. Es decir, las clasificaciones basadas en la morfología normalmente son indicadores de la historia evolutiva de las especies.

La clasificación de las bacterias fijadoras de nitrógeno

En algunos casos, como en el de las bacterias fijadoras de nitrógeno, la clasificación se hace con base en características metabólicas y de apariencia de las colonias que se forman en una caja de petri en medio de un cultivo (Segovia *et ál.*, 1993). Por ejemplo, si una bacteria crece en este o en aquel aminoácido, si crece o no con cierto metal, si produce cierto polisacárido, entonces se describe como una especie en particular. Entonces, *Rhizobium* se define como una bacteria aislada de nódulos fijadores de nitrógeno en leguminosas, que crece en un medio especial (PY, de que está compuesto) y forma colonias mucilaginosas, normalmente de color crema.

La especie como un mosaico de genes

El concepto de especie se ha ido haciendo cada vez más abierto durante la segunda mitad de este siglo (Ridley, 1993). En el siglo XVIII y el XIX la concepción de aquel término era tipológica y muy fija (todos los individuos de una especie eran casi iguales y había barreras muy fuertes entre ellas): se basaba en el hecho de que las especies más conocidas entonces eran los mamíferos, animales con barreras bastante sólidas que los mantienen aislados.

Posteriormente, durante el primer tercio de este siglo y como consecuencia de la teoría de la selección natural de Darwin, la especie se concibió como un

término que abarcaba no solo una alta variabilidad al interior, sino individuos que podían intercambiar material genético a través de la reproducción sexual. Se dice entonces que comparten una poza génica común. En este contexto, la dinámica filogenética del genoma se concebía de la misma forma, pero había un límite al mecanismo por medio del cual se ponen juntos genes diferentes en un individuo. Por ejemplo, consideremos el caso de los genes que determinan el color de los ojos en el hombre. Si un individuo tiene un padre con los ojos claros y la madre es de ojos oscuros, tendrá entonces una de las copias del gen (alelo) de su madre y del de su padre. En otras palabras, los orígenes de los dos alelos serán diferentes (Figura 1), pero la reproducción sexual los pone juntos y forma combinaciones novedosas que pueden enfrentar condiciones ambientales distintas.

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

El genoma de las bacterias fijadoras de nitrógeno

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

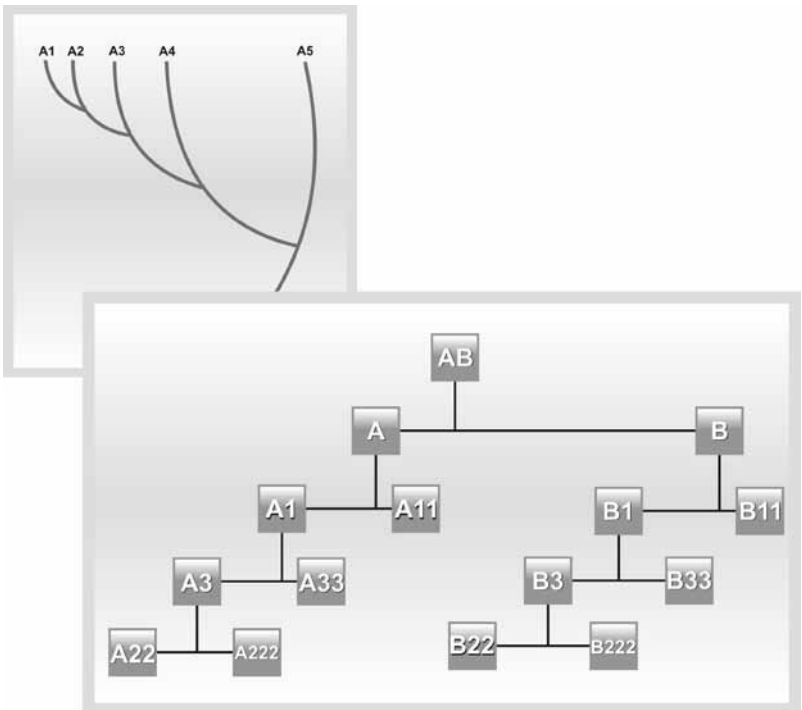


Figura 1. La reproducción sexual (representada en la parte inferior de la figura) genera árboles familiares que unen distintos linajes (el linaje A y el B) en un solo individuo (marcado aquí como AB). Este proceso es opuesto al fenómeno de diferenciación entre clones distintos (parte superior de la figura);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

Hace algunos años se observó que *Rhizobium* que no tenía el plásmido *Sym* no era capaz de formar nódulos y fijar nitrógeno en el fríjol. Recientemente se ha encontrado y descrito que, efectivamente, los genes *Nod*, responsables de la especificidad del hospedero, y los genes *Nif,* responsables de la producción de la enzima nitrogenada que fija el nitrógeno atmosférico y lo convierte en compuestos que pueden ser tomados por la planta para su metabolismo, se encuentran en el plásmido *Sym* (Cevallos *et ál.*, 1989).

Las bacterias fijadoras de nitrógeno de México

Desde principios de la década de los ochenta, en la Universidad Nacional Autónoma de México, en particular en el Centro de Investigación sobre Fijación de Nitrógeno, los doctores Esperanza Martínez y Rafael Palacios, y sus grupos de investigación, se dedicaron a estudiar cepas de *Rhizobium phaseoli* aisladas en campos de cultivo de fríjol en México, y encontraron dos fenómenos relevantes relacionados con la evolución del genoma de esta bacteria. El primero de ellos fue que *Rhizobium phaseoli* es capaz de hacer nódulos y fijar nitrógeno en varias especies de leguminosas (por ejemplo, en plantas del género *Leucaena,* llamado comúnmente "guaje", de donde proviene el nombre del estado mexicano de Oaxaca, lugar de los cuajes) y no solamente en fríjol (Martínez-Romero, 1994; Young y Johnston, 1989). Esto sugiere que o bien es una especie con genes muy flexibles, o que es un aglomerado de linajes filogenéticos que tienen genes muy diferentes pero comparten aquellos que les permiten nodular y fijar nitrógeno en fríjoles.

El segundo fenómeno que se encontró, y en el que yo inicié mi participación en el proyecto, se refiere a que si se analizan los orígenes filogenéticos de genes que no tienen que ver con la nodulación ni con la fijación de nitrógeno, que están físicamente localizados en el cromosoma, se encuentra que los linajes de *Rhizobia* mexicanos son my antiguos, de hecho extremadamente antiguos. Además, por la comunicación que se había establecido con el grupo del doctor Peter Young, en el John Innes Institute en Inglaterra, sabíamos que los *Rhizobia* mexicanos de *phaseoli* eran tan disímiles de los ingleses que parecían dos especies diferentes. El trabajo de clasificación se inició bajo esa hipótesis y, efectivamente, hasta la fecha se han descrito otras dos especies nuevas de *Rhizobium* que nodulan y fijan nitrógeno en fríjol. A una de ellas se le llamó *tropici* (porque se aisló originalmente de suelos ácidos de Colombia y Brasil), y a la otra se le llamó *etli,* que significa fríjol en náhuatl (Segovia, *et ál*., 1993).

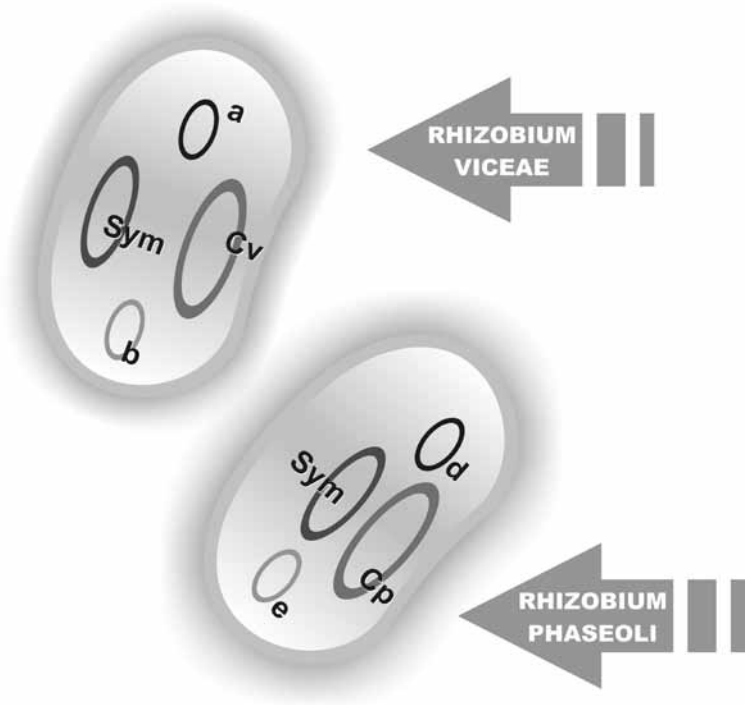


Figura 2.

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

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

¿Qué son, entonces, las bacterias nombradas *Rhizobium viceae* que hacen nódulos y fijan nitrógeno en fríjoles en Inglaterra? Esta es una pregunta que se había eludido porque cada vez que se trataba de hacer un estudio de las bacterias llamadas *Rhizobium phaseoli* de Inglaterra y otros países, y de las bacterias fijadoras de nitrógeno de México, se encontraba que eran extremadamente diferentes y, como se demostró después, de hecho pertenecían a diferentes especies.

Una posible explicación a esto se le ocurrió a Peter Young, en ese entonces en el Instituto John Innes en Inglaterra, quien propuso que los *Rhizobium viceae* de Inglaterra tienen el cromosoma de *viceae*, pero además poseen el plásmido *Sym* de *Rhizobium phaseoli* de México (es decir, comparten el plásmido con especies como *Rhizobium etli* o *Rhizobium tropici*) (Figura 2). Este fenómeno solo puede ser

posible si en algún momento en el pasado, el plásmido *Sym* de *Rhizobium phaseoli* pasó a las células de *Rhizobium viciae* de Inglaterra, y las habilitó para nodular y fijar nitrógeno en plantas de fríjol.

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

La sexualidad de los plásmidos *Sym*

Hay varias maneras de averiguar si un plásmido ha sido transferido entre diferentes cepas. Una de ellas es poner ambas cepas, aquella con el plásmido y la otra sin él, en condiciones de laboratorio, y propiciar que haya transferencia, cambiando las características del medio del cultivo. Este fenómeno ha sido observado por varios grupos de investigación que trabajan con *Rhizobium*. Pero, ¿cómo saber si en concentraciones menores tiene importancia evolutiva la transferencia de plásmidos? Esto es, nos interesa saber no solamente si se transfiere el plásmido sino también si, después del traspaso, las bacterias con el plásmido sobreviven y sobreviven más que aquellas a las que no se les transfirió.

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

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

El estudio de Ana María consistió en simular en un computador las condiciones en las que diferentes orígenes nos podían ayudar a estimar la transferencia de plásmidos. La simulación más sencilla trató de en generar árboles filogenéticos

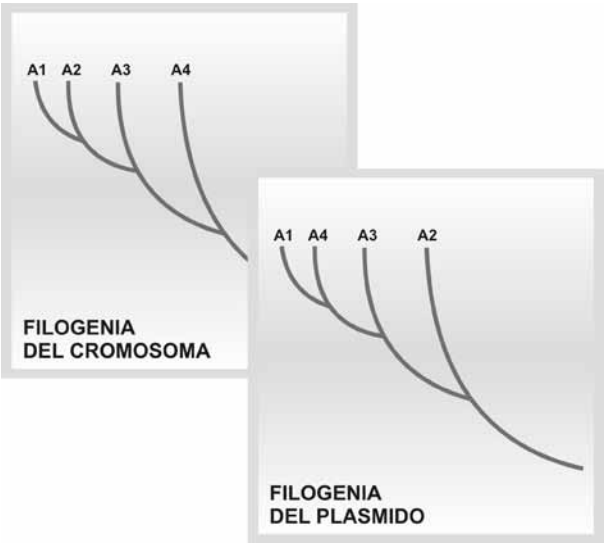


Figura 3.

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

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

El paso siguiente fue analizar la simulación a la que se le añadían otros fenómenos evolutivos que podrían afectar nuestra estimación. Por ejemplo, si simulamos una situación en la que además de haber transferencia de plásmidos hay mutación aleatoria, ¿se afecta nuestra estimación de transferencia? Encontramos que ni la forma de evolución, ni la mutación, ni el número de cepas involucradas ni otras variables importantes afectan nuestra estimación de transferencia usando la topología de los árboles reconstruidos. Entonces nos valimos de los datos para *Rhizobium viceae* generados en el grupo de Peter Young (Young y Johnston, 1989), y nos preguntamos si a partir de aquellos podríamos estimar la transferencia ocurrida en los últimos cientos de años. Usando nuestro método pudimos calcular que en promedio del 30% al 40% de las cepas del campo de cultivo estudiado por Young, han sido la fuente o el destino de un evento de transferencia de genes del plásmido *Sym*.

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

Figura 4.

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

Perspectivas

Quedan muchas preguntas por responder en este proyecto. Sin duda, la más importante ya ha sido contestada, pero saber si la transferencia afecta a todo el plásmido o a solo una parte, averiguar qué tanto este fenómeno es general en otras bacterias del suelo y encontrar los mecanismos por medio de los cuales esta transferencia persiste, es decir, es seleccionada en condiciones naturales, son algunas de las cuestiones que debemos enfrentar en el futuro. Es claro que para este grupo de especies de *Rhizobium*, la evolución en mosaico es un fenómeno permitido en su proceso evolutivo y probablemente seleccionado para que, como en los mamíferos, la combinación de genes que no se conocían durante su historia evolutiva, sea uno de los mecanismos más importantes en la adaptación de las especies a los ambientes cambiantes.

Bibliografía

Cevallos M., Vásquez, M., Dávalos, A. y Espin, G. (1989), "Characterization of Rhizobium Phaseoli Sym Plasmid Regions Envolved in Nodule Morphogenesis and Host Range Specificity", en *Molecular Microbiology*, 3, pp. 879-889.

Martínez, E., Romero, D. y Palacios, R. (1990), "The Rhizobium Genome", en *Critical Reviews in Plant Sciences*, 9, pp. 59-93.

Martínez-Romero E. (1994), "Recent Developments in Rhizobium Taxonomy" en *Plant and Soil*, Springer Netherlands.,161, pp. 11-20.

Ridley, M. (1993), *Evolution* "El surgimiento de la biología evolutiva", en *Blackwell Scientific Publilcations*, Inc. U.S.A

Segovia, L., Young, J. y Martínez Romero, E. (1993), "Reclasification of American Rhizobium Leguminosarum Biovar Phaseoli Type I Straits as Rhizobium Etli sp nov", en *International Journal of Systematic Bacteriology*, 43, pp. 374-377.

Souza, V., Nguyen, T., Hudson, R., Piñero, D. y Lenski, R. (1992), "Hierarchical Analysis of Linkage Disequillibrium in Rhizobium Populations: Evidence for Sex?", en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89, USA, pp. 8389-8393.

Valdés, A. y Piñero, D. (1992), "Phylogenetic Estimation of Plasmid Exchange in Bacteria", en *Evolution*, 46, pp. 641-656.

Velásquez, V. y Gepts, P. (1994), "RFLP Diversity of Common Beans, Phaseolus Vulgaris in its Centres of Origin", en *Genome*, 37, pp. 256-263.

Young, J. y Wexler (1988), "Sym Plasmid and Chromosomal Genotypes are Correlated in Field Populations of Rhizobium Leguminosarum", en *Journal of General Microbiology*, 134, pp. 2731-2739.

Young, J. y Johnston, A. (1989), "The Evolution of Specificity in the Legume. Rhizobium Simbiosis", en *Trenes in Ecology and Evolution*, 4, pp. 341-351.

FILOGENIA, FORMA Y FUNCIÓN

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

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

Hasta finales del siglo XVII predominaba la idea del mundo y los seres vivos como producto de la creación. Se creía que la Tierra, al permanecer inmutable, permitía la existencia de tantas especies como aquellas creadas en el origen. Hasta ese siglo las clasificaciones de los organismos eran artificiales, sin establecer ningún tipo de afinidad natural entre estos. Sin embargo, esta acumulación de información fue el primer paso necesario para la construcción de un sistema basado en las relaciones de parentesco entre las especies.

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

Sin embargo, la similitud morfológica no siempre es debida al antecesor común (similitud homóloga). En otras palabras, la mera similitud morfológica entre diferentes especies no implica siempre la existencia de parentesco. Un ejemplo de ello lo constituyen las plantas insectívoras, en las que géneros de distintas familias y aun subclases (*Dilleniidae y Asteridae*) adoptaron este tipo particular de alimentación para sobrevivir en suelos pobres en nitrógeno (Figuras 1 y 2). En este caso, la semejanza de ciertos órganos —resultado de su desempeño en una misma función—, se debe a una convergencia adaptativa o analogía. Otro ejemplo interesante es la semejanza de las flores individuales de algunas familias, como las aizoáceas o cactáceas, con la inflorescencia (grupo de flores) de las

compuestas, el capítulo o cabezuela (Figuras 3 y 4). Formado de numerosas flores, el capítulo semeja una sola ("pseudoflor" o "pseudanto"), mientras que las flores del margen simulan pétalos, las del centro estambres, y las brácteas involucrales los sépalos. El capítulo constituye una adaptación funcional a la polinización por los insectos, dado que, atraídos por la "falsa flor", pueden polinizar un gran número de aquellas en una sola visita. Entonces, la similitud por sí sola no permite el establecimiento de relaciones de parentesco o filogenéticas.

El cladismo o escuela taxonómica cladista, desarrollada por el entomólogo alemán Willi Hennig, a mediados de este siglo, sostiene que las relaciones que permiten la cohesión de organismos y especies vivientes y extintas, son las relaciones de tipo genealógico. Para el cladismo es importante solamente el parentesco reciente de los taxa, por ello desecha el parentesco lejano, esto es, solo reconoce la formación de grupos monofiléticos o naturales (que incluyen a todas las especies descendientes de un antecesor común). Por el contrario, los caracteres heredados de un antepasado muy alejado o resultado de una convergencia, definen grupos no naturales, parafiléticos (incluyen al ancestro y algunos de sus descendientes) o polifiléticos (con diferentes ancestros), respectivamente. Según esta escuela, la filogenia se representa en forma de un diagrama jerárquico ramificado o cladograma, en donde aparecen los caracteres homólogos evolucionados compartidos o sinapomorfías. Para determinar si un carácter es evolucionado o primitivo, se usa el método del grupo hermano, es

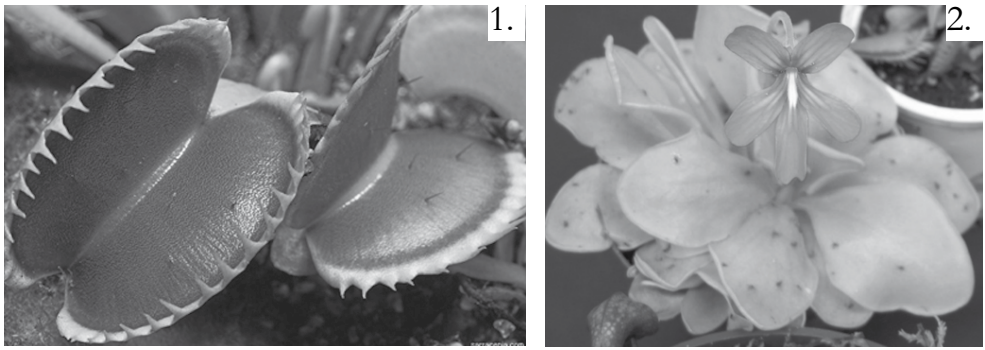


Figura 1. y 2.

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

Figura 3. y 4.

Analogía en el tipo de inflorescencia:
3. Flor de *Mesembryanthemum* sp., de la familia de las aizoáceas (subclase *Caryophyllíidae*) (Foto: J.V. Crisci).
4. Capítulo de *Chaetanthera* sp., de la familia de las compuestas (subclase *Asteridae*) (Foto: L. Katinas).

decir, el más afín al estudiado. Si un carácter está presente en los dos grupos (el grupo en estudio más el grupo hermano) es primitivo, ya que se infiere que se ha heredado de un antepasado lejano. Si, por el contrario, el carácter está presente solo en el grupo estudiado, se supone que es una novedad evolutiva y por tanto es derivado.

La Figura 5 muestra que la presencia de un cormo y de un embrión son los caracteres en común (homologías o sinapomorfías) que hacen evidente la historia única que comparte el grupo monofilético de las "cormófitas" (Reino Plantae). Estas representan la conquista de la tierra firme gracias a la adquisición de raíz, tallo y hoja. Es un grupo que abarca desde los musgos y hepáticas hasta las plantas con flores más evolucionadas. La adquisición de un cormo permitió en las plantas una mejor división del trabajo: un órgano para la absorción de agua y minerales (raíz), uno de sostén y conducción (tallo) y otro laminar adaptado para el proceso de fotosíntesis (hoja). Los restantes caracteres señalados en los puntos de ramificación del cladograma justifican grupos monofiléticos menores. Un ejemplo es el de las angiospermas o "plantas con flores", definido por un gran número de caracteres, donde se destacan la presencia de un cáliz y una corola, las semillas encerradas en un ovario (que más tarde se transformará en fruto) y la doble fecundación en el saco embrionario.

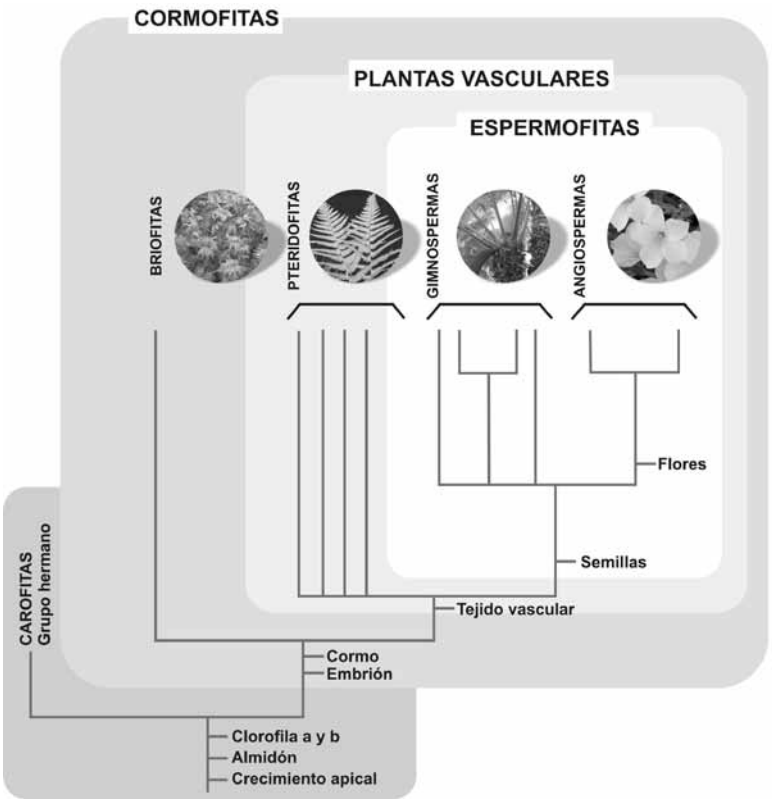
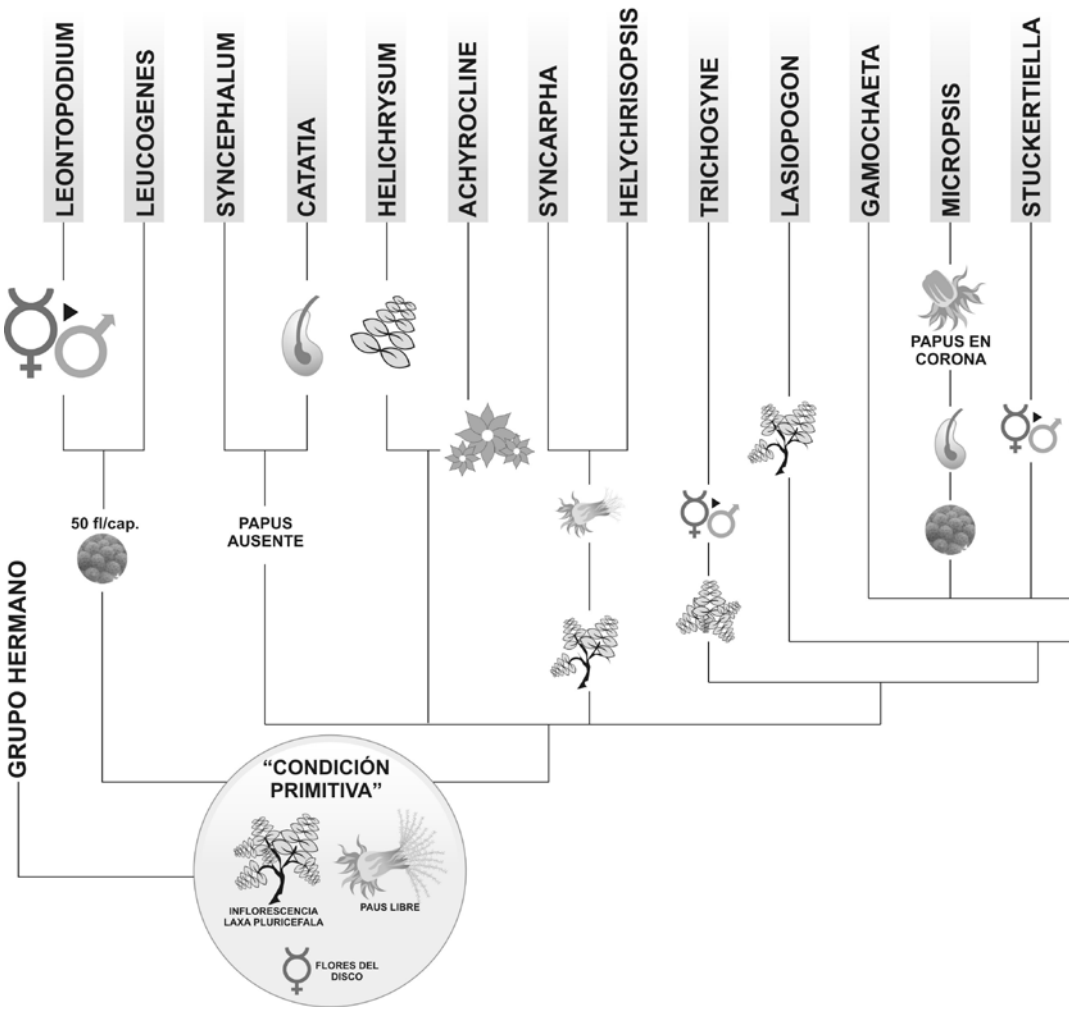


Figura 5.
Cladograma simplificado de las plantas terrestres.

Un ejemplo en la familia de las compuestas

Las compuestas (*Compositae* o *Asteraceae*) constituyen una de las familias más grandes de plantas vasculares, con alrededor de 1.500 géneros y 23.000 especies, distribuidas en casi todos los hábitats de la tierra. Las compuestas se distinguen fácilmente de otras familias por una inflorescencia única, y el capítulo por estar formado por numerosas flores sésiles en un receptáculo común rodeado de brácteas. En muchos casos, los capítulos de algunas compuestas se reúnen a su vez en capítulos de segundo orden, formando cabezuelas llamadas pseudocefalios.

Dentro de la familia, la subtribu *Gnaphaiinae* de la tribu de las *Inuleae* representa un buen ejemplo para interpretar la filogenia, forma y función de los pseudocefalios y estructuras florales asociadas, en un contexto cladístico. Para ello se han mapeado


LEONTOPODIUM
LEUCOGENES
SYNCEPHALUM
CATATIA
HELICHRYSUM
ACHYROCLINE
SYNCARPHA
HELYCHRISOPSIS
TRICHOGYNE
LASIOPOGON
GAMOCHAETA
MICROPSIS
STUCKERTIELLA
PAPUS EN CORONA
50 fl/cap.
PAPUS AUSENTE
GRUPO HERMANO
"CONDICIÓN PRIMITIVA"
INFLORESCENCIA LAXA PLURICEFALA
PAUS LIBRE
FLORES DEL DISCO

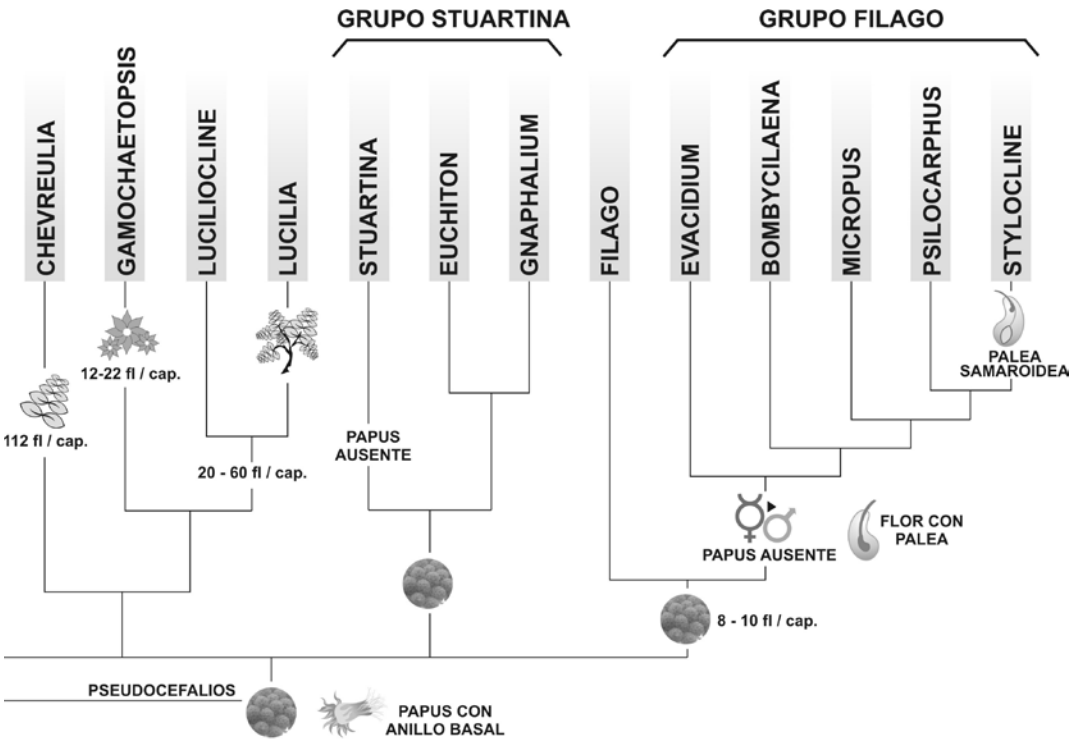


Figura 6.

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

los tipos de inflorescencias, papus (vilano o pelos que ayudan a la diseminación del fruto), flores y páleas (brácteas u hojas modificadas que protegen a cada una de las flores del capítulo) en el cladograma de las *Gnaphaliinae*, simplificado del trabajo del botánico sueco Arne Anderberg (Figura 6).

Variabilidad de los caracteres: forma

Capítulos: en las *Gnaphaliinae* se encuentran los siguientes tipos de agrupación de capítulos: 1. inflorescencias laxas de muchos capítulos (pluricéfalas) (*Syncephalum, Catatia*); 2. inflorescencias laxas con pocos capítulos (paucicéfalas) (e.g. *Syncarpha*); 3. capítulos solitarios con numerosas flores (*Helichrysum, Chevreulia*); 4. inflorescencias densas (e.g. *Achyrocline, Trichogyne*); 5. pseudocefalios globosos o alargados (e.g. *Gamochaeta*); 6. pseudocefalios con involucro, rodeados por brácteas foliáceas muy desarrolladas que pueden ser consideradas como un segundo involucro (e.g. *Micropsis*, "grupo *Stuartina*", "grupo *Filago*").

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

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

Páleas: la mayor parte de las especies de la subtribu *Gnaphaliinae* carece de páleas. En el grupo *Filago* estas se forman a expensas de las brácteas más internas del involucro, que rodean y envuelven a las flores femeninas del margen. En *Stylocline*, las páleas encierran completamente a las flores marginales, y sus bordes se vuelven hialinos y transparentes otorgándole un aspecto "samaroide" (que recuerda al aparato de dispersión de los frutos del arce, *Acer* sp., o del fresno, *Fraxinus* sp.)

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

Evolución de los caracteres: filogenia

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

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

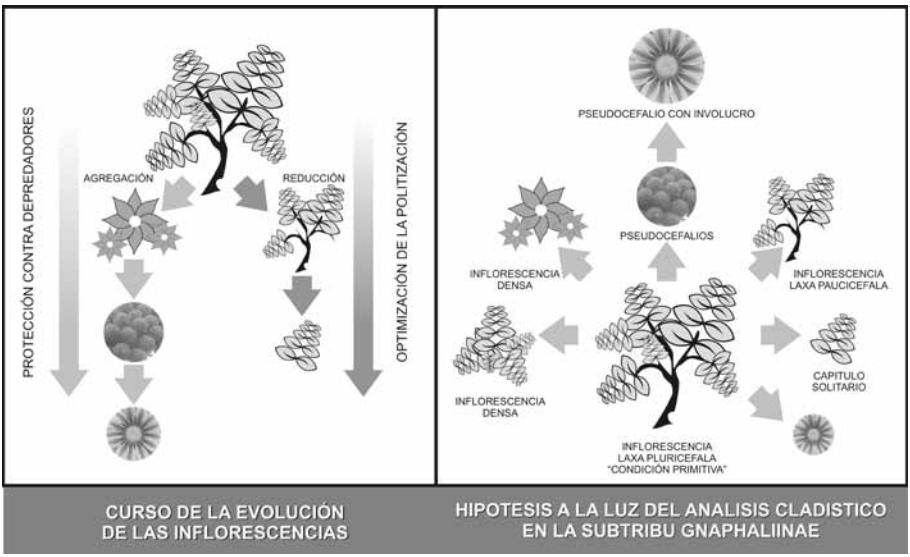


Figura 7.

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

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

Papus: la ausencia de papus ha sido interpretada por Zohary, en su análisis evolutivo de las cabezuelas fructificadas de la tribu *Lapsanae* (compuestas), como resultado de un proceso de reducción a partir de un papus formado por numerosos pelos libres. En una primera etapa los pelos se fusionan en un anillo en la base, después solo queda este anillo basal a modo de corona en el ápice del fruto, hasta que finalmente desaparece el papus por completo (Figura 8). El cladograma de las *Gnaphaliinae* se corresponde en parte con esta evolución, dado que desde un papus libre se llega al coroniforme; sin embargo, la ausencia del mismo se dio a partir del papus con anillo basal. Además, en algunos casos como en *Gnaphalium* y en *Filago*, se retiene la condición primitiva del papus piloso y libre.

Valor adaptativo de los caracteres: función

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

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

Uno de los elementos de la flor que podría cumplir con la función de protección es el papus piloso, cuyas cerdas dificultan la entrada apical de los depredadores en el capítulo. A medida que ocurre una reducción hacia un papus coroniforme, hasta llegar a su completa desaparición, son las brácteas más internas del

involucro (páleas) las que envuelven y protegen lateral y apicalmente a los frutos.

Otra estrategia de protección es la disminución en el número de flores por capítulo. En condiciones favorables, una cabezuela con numerosas flores es ventajosa pues su periodo prolongado de maduración atrae una amplia gama de polinizadores. Sin embargo, cuando las condiciones del medio son desfavorables, ya sea por depredadores o por estaciones inestables, un capítulo con pocas flores es una ventaja, porque su rápido desarrollo significa menor tiempo de exposición a estos factores.

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

Polinización: la reducción en el número de flores del capítulo trae consigo

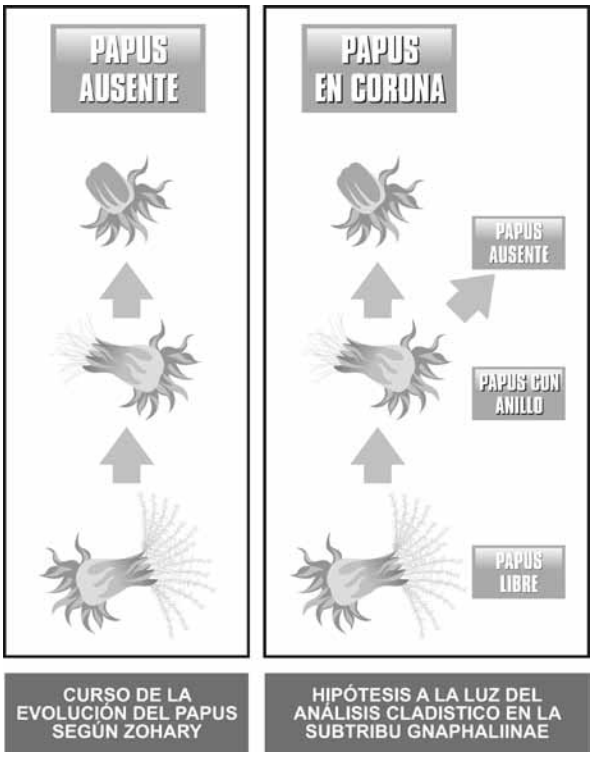


Figura 8.

Diferentes hipótesis de la evolución del papus en las compuestas.

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

Dispersión: una de las funciones primarias atribuidas al papus es la de dispersar a los frutos. Si bien esto sucede en muchas compuestas, en otras como las *Gnaphaliinae* el papus falta por completo, o bien si está presente es tempranamente caduco. En estos casos, ¿cómo se lleva a cabo la dispersión de los frutos? Una respuesta posible es que en ocasiones las páleas caen junto con los frutos que encierran, diseminándolos a corta distancia por simple gravedad. Un caso de dispersión a una mayor distancia es el del género *Stylocline*, en el cual las páleas "samaroideas" colaborarían en la anemocoria (dispersión de los frutos por el viento).

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

Una respuesta posible podría hallarse en la exploración de los factores ecológicos, es decir, en las relaciones de las plantas con su ambiente biótico (polinizadores, depredadores) y abiótico (suelo, viento, humedad), y así corroborar si determinados caracteres representan estrategias exitosas a un nivel microevolutivo.

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

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

Bibliografía

Anderberg, A. (1991), "Taxonomy and Phylogeny of the Tribe Gnaphalieae (Asteraceae)", en *Opera Botánica*, 104, pp. 5-195.

Good, R. (1956), "The Compositae", en Longmans, Grenn and Co. (eds.) *Features of Evolution in the Flowering Plants*, 10, London, pp. 294-323.

Leppik, E. (1960), "Evolutionary Differentiation of the Flower Head of the Compositae", en *Arch Soc Vanamo*, 14 (2), pp. 162-181.

Morrone, J., Cigliano, M. y Crisci, J. (1992), "Cladismo y diversidad biológica", en *Ciencia Hoy*, 4 (21), pp. 26-34.

Stebbins, G. (1967), "Adaptative Radiation and Trends of Evolution in Higher Plants", en Dobzhansky, T., Hecht, M. y Steere, W. (eds.) *Evolutionary Biology*, 1 (4), New York, pp. 101-142.

Stuessy, T. y Spooner, D. (1988), "The Adaptative and Phylogenetic Significance of Receptacular Bracts in the Compositae", en *Taxon*, 37 (1), pp. 114-126.

Zohary, M. (1950), "Evolutionary Trends in the Fruiting Head of Compositae", en *Evolution*, 4 (2), pp. 103-109.

MORFOLOGÍA, MOLÉCULAS Y LA HISTORIA DE LA VIDA. DE ORTODOXIAS Y HEREJÍAS

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

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

Este dinámico crecimiento de la sistemática molecular ha generado una atmósfera cargada de esperanza, aunque no exenta de controversias, como la perenne cuestión del valor que poseen las distintas fuentes de caracteres y la febril búsqueda del "mejor" tipo de carácter. Hace tres años la revista *Science* publicó un artículo en su sección Noticias Científicas, titulado "Systematics Goes Molecular" (Gibbons, 1991), que describía la llamada "revolución molecular", producto de la aparición de la tecnología del ADN recombinante. Un joven curador de la Smithsonian Institution cerraba el artículo declarando: "Creo que en 20 o 30 años el viejo estilo de curador de museo será cosa del pasado". Esta controvertida frase, una aparente herejía, es síntoma de un tiempo difícil en la biología comparada. Por ello mismo, puede ser una ocasión excelente para nuevas reflexiones en torno a viejas cuestiones fundamentales.

El problema

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

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

Una de las grandes ventajas de los caracteres morfológicos es que se pueden tomar a partir de ejemplares conservados, ya que, a pesar de que cierta información molecular podría ser obtenida por medio de muestras de colecciones, la mayor parte de las técnicas moleculares (por el momento) requiere material fresco o crio-conservado. Por otro lado, es posible tomar caracteres morfológicos de fósiles, en clara ventaja sobre los moleculares. Y aquella se acrecienta cuando se trata de caracteres relacionados con el desarrollo del organismo, pues usualmente las moléculas carecen de ontogenia. Esta falta de conocimiento impide además la aplicación del criterio ontogenético para la determinación de estados primitivos en caracteres moleculares.

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

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

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

Las ventajas de los caracteres moleculares son muy sólidas y tan convincentes

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

Como se ve, ambos lados de la controversia parecen presentar evidencia casi irrefutable en su favor. Tal vez una revisión de estudios empíricos comparativos entre los resultados moleculares y los morfológicos de un determinado grupo, ayude a definir con claridad el problema, pues, si los resultados fueran congruentes, la controversia carecería de sentido.

La *Onagraceae* como ejemplo

La familia de plantas *Onagraceae* constituye uno de los taxa mejor analizados en la historia de la sistemática y de la biología comparada. Estudios detallados acerca de esta familia comprenden los morfológicos (anatomía, palinología y embriología) y los moleculares. Los análisis filogenéticos llevados a cabo sobre la base de distintos tipos de caracteres han producido los seis cladogramas de tribus que se observan en la Figura 1 (Conti *et ál.*, 1993). Estos son congruentes en indicar a la tribu *Jussiaeeae* como el grupo hermano del resto de la familia, pero muestran cierta incongruencia en las relaciones entre las otras tribus.

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

¿Congruencia o incongruencia?

Todos los caracteres heredables de un organismo, ya sean moleculares o morfológicos, son el producto de una misma historia evolutiva, por lo que cuando se los analiza con los métodos apropiados, debería esperarse que condujeran

al mismo cladograma. Dicho de otra forma, la congruencia debería ser la norma. Sin embargo, muchos ejemplos empíricos nos muestran que esto no es totalmente cierto y que siempre existe un cierto grado de incongruencia entre distintos tipos de caracteres. Cabe entonces preguntarse, ¿qué causa la incongruencia?

Una posible causa de incongruencia es la existencia de errores metodológicos en la obtención y el análisis de los datos (muestreo, determinación de homologías, algoritmos de construcción de los árboles y selección del tipo de molécula). Sin soslayar la importancia de las causas metodológicas, las causas más interesantes son, a nuestro entender, aquellas que tienen un fundamento biológico.

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

Esta distinción es necesaria porque solo las secuencias ortólogas pueden utilizarse para inferir la filogenia de las especies. La confusión entre secuencias ortólogas y parálogas puede resultar en una filogenia de las moléculas que no coincida con la de las especies que las contienen. Consideremos

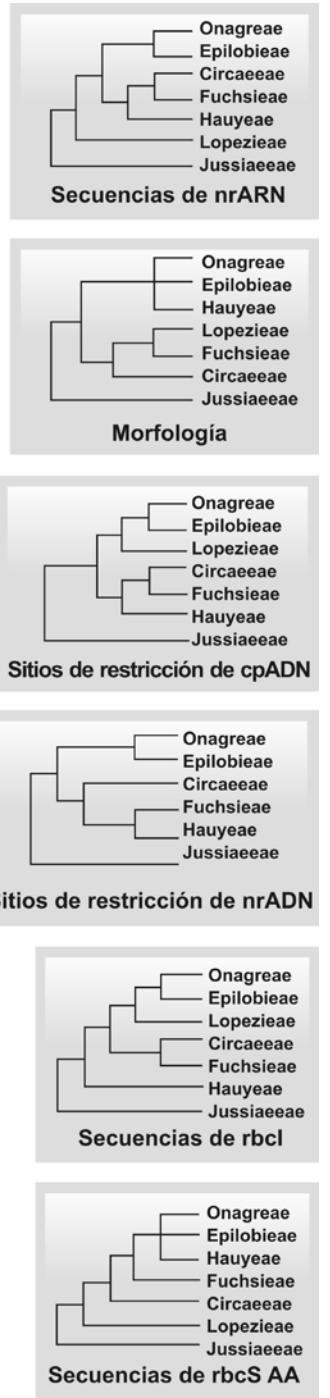


Figura 1.

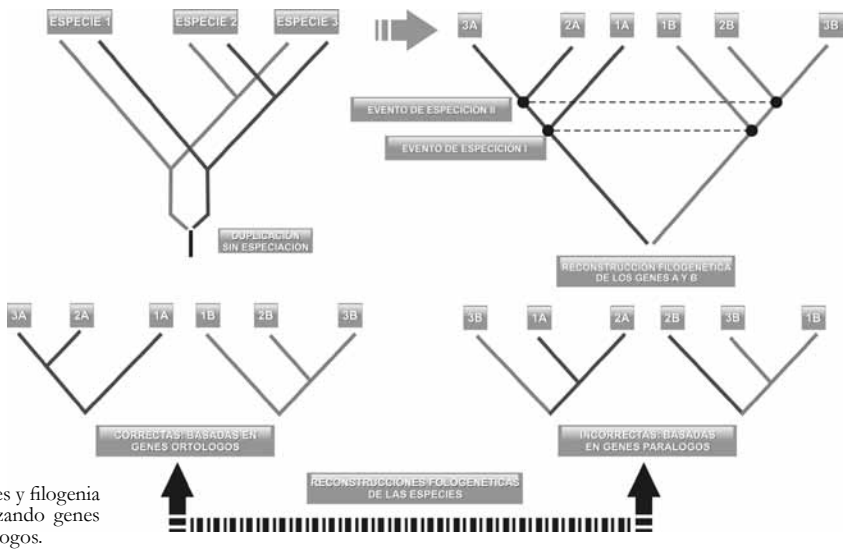
Cladograma de las tribus de la familia de plantas *Onagraceae* con base en distintas fuentes de caracteres.

el ejemplo de la Figura 2, donde la duplicación de un gen en el antecesor de las especies 1, 2 y 3 da origen a dos secuencias parálogas A y B. Subsecuentemente, dos eventos de especiación dan origen a tres especies. Podemos recobrar la "correcta" filogenia de las tres especies si examinamos solo la secuencia ortóloga A, o solo la secuencia ortóloga B.

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

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

Finalmente, las diferentes tasas de cambio en diversos tipos de caracteres es un fenómeno que no debería producir incongruencias si el método de análisis de datos es cladístico. Sin embargo, grandes cambios ocurridos en un breve



Figuta 2.

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

lapso que afecten a un único tipo de carácter, podrían llegar a provocar ciertas incongruencias incluso bajo un análisis cladístico.

¿Conflicto o compromiso?

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

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

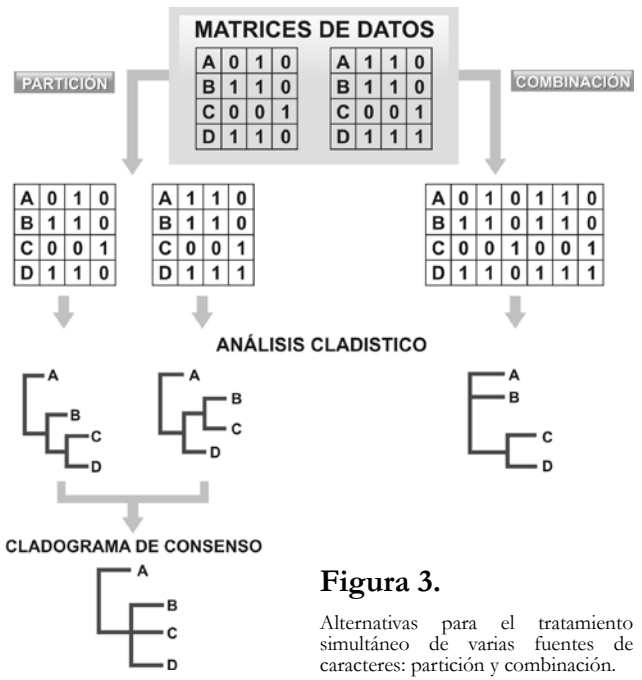


Figura 3.

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

fuentes y analizar filogenéticamente esa matriz.

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

El final de la historia

A pesar de los argumentos a favor de una determinada fuente de datos, hoy día los sistemáticos reconocen que los distintos tipos de caracteres tienen cada uno sus ventajas en la reconstrucción de la historia de la vida. Durante los últimos años se ha visto un incremento en la calidad y en la cantidad de trabajos que emplean caracteres moleculares, a pesar de lo cual la morfología no ha perdido vigencia. Por ello creemos que el futuro no será moléculas o morfología, sino, por el contrario, moléculas y morfología. Como si se tratara de sombras chinas, percibimos la filogenia y el espacio-tiempo donde ella ocurrió separada de su naturaleza intrínseca, pues solo vemos las sombras delineadas en la morfología o el ADN, pero ambas son proyectadas por un mismo fenómeno, por lo que resulta estéril dejar que un muro separe a los morfólogos de los biólogos moleculares.

Queremos concluir recordando un cuento de Jorge Luis Borges "Los teólogos". Este narra la historia de dos teólogos, Aureliano de Aquilea y Juan de Panonia, quienes intentan resolver un mismo problema religioso. Muy pronto las rivalidades entre ellos son más importantes que el propio problema, y se embarcan en una feroz competencia que olvida ortodoxias y heterodoxias para hundirse en argumentaciones estériles. Al cabo de múltiples peripecias, Aureliano convence a un tribunal eclesiástico de que Juan ha incurrido en herejía y que merece la hoguera. Aureliano padece luego idéntica muerte a la de su adversario, abrasado por el incendio de un bosque. Allí el vencedor de la controversia descubre que su triunfo había sido estéril o, mucho peor, acaso ni siquiera había existido como tal. Dejemos a Borges que relate el fin:

> El final de la historia solo es referible en metáforas, y que pasa en el reino de los cielos, donde no hay tiempo. Tal vez cabría decir que Aureliano conversó con Dios y que Este se interesa tan poco en diferencias religiosas

que lo tomó por Juan de Panonia. Ello, sin embargo, insinuaría una confusión de la mente divina. Más correcto es decir que en el paraíso, Aureliano supo que para la insondable divinidad, él y Juan de Panonia (el ortodoxo y el hereje, el aborrecedor y el aborrecido, el acusador y la víctima) formaban una sola persona.

Bibliografía

Bull, J., Huelsenbeck, J., Cunningham, C., Swofford, D. y Waddell, P. (1993), "Partitioning and Combining Data in Phylogenetic Analysis", en *Syst Biol*, 42, pp. 384-397.

Chippindale, P. y Wiens, J. (1994), "Weighting, Partitioning, and Combining Characters in Phylogenetic Analysis", en *Syst Biol*, 43 (2), pp. 278-287.

Conti, E., Fischbach, A. y Sytsma, K. (1993), "Tribal Relationships in Onagraceae: Implications from rbcL Sequence Data", en *Ann Missouri Bot Gard*, 80, pp. 672-685.

Crisci, J. (1984), "Taxonomic Congruence", en *Taxon*, 33 (2), pp. 233-239.

Doyle, J. (1992), "Gene Trees and Species Trees: Molecular Systematics as One-Character Taxonomy", en *Syst Bot*, 17 (1), pp. 144-163.

Gibbons, A. (1991), "Systematics Goes Molecular", en *Science*, 251, pp. 872-874.

Kluge, A. (1989), "A Concern for Evidence and a Phylogenetic Hipotesis of Relationships Among Epicrates (Boidae, Serpentes)", en *Syst Zool*, 38, pp. 7-25.

Kluge, A. y Wolf, A. (1993), "Cladistics: What´s in a Word?", en *Cladistics*, 9, pp. 183-199.

Page, R. (1994), "Maps between Trees and Cladistic Analysis of Historical Associations among Genes, Organisms and Areas", en *Syst Biol*, 43 (1), pp. 58-77.

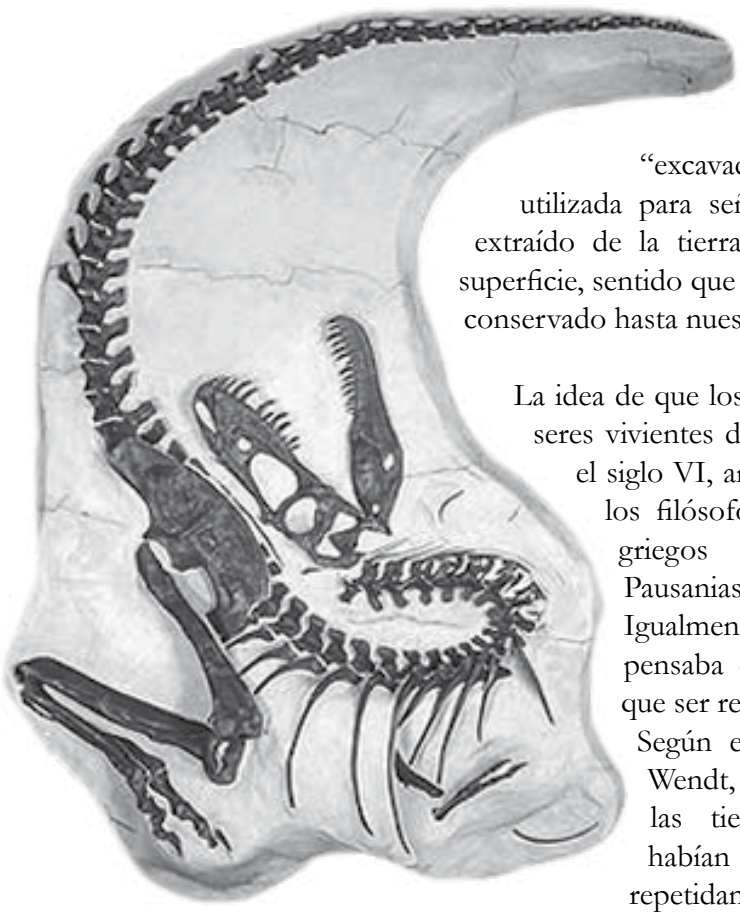
Swofford, D. (1991), "When are Phylogeny Estimates from Molecular and Morphological Data Incongruente?", en Miyamoto, M. y Cracraft, J. (eds.) *Phylogenetic Analysis of DNA Sequences*, Oxford University Press, New York, pp. 295-333.

Sytsma, K. (1990), "DNA and Morphology: Inference of Plant Phylogeny", en *TREE*, 5 (4), pp. 104-110.

FÓSILES, SISTEMÁTICA Y EVOLUCIÓN

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

Fósil es una palabra que siempre ha estado asociada a organismos o estructuras petrificadas y que nos dicen algo acerca de los seres del pasado. La palabra como tal fue "inventada" por el médico alemán Georg Bauer, más conocido como Georgius Agrícola, a mediados del siglo XVI. También hay quienes piensan que el término se originó con la publicación del libro *On fósil objects*, del suizo Conrad Gesner, en el año de 1565.



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

La idea de que los fósiles eran restos de seres vivientes del pasado viene desde el siglo VI, antes de nuestra era, de los filósofos e "investigadores", griegos como Empédocles, Pausanias y Heródoto. Igualmente, Leonardo da Vinci pensaba que los fósiles tenían que ser restos de seres vivientes. Según el historiador Herbert Wendt, Leonardo pensó que las tierras firmes actuales habían sido inundadas repetidamente en épocas

pasadas por el mar. En estas marismas habían vivido toda clase de especies de fauna marina. Cuando las aguas se retiraban, la capa que había constituido el suelo del mar se iba endureciendo cada vez más, hasta que se volvía en piedra. Las conchas de los moluscos se llenaban de fango, que a su vez se iba convirtiendo en piedra en el transcurso de largos periodos.

Como se puede ver, la noción actual de lo que son y significan los fósiles no difiere mucho de la antigua, por lo que podríamos decir que desde entonces ya se estaba creando la ciencia que los estudia, la paleontología, que se ocupa precisamente del descubrimiento y estudio del registro fósil, en función de reconstruir la historia de los seres vivos, en particular, y de la vida en general.

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

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

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

Las partes más duras, como son los huesos y los dientes, han sido las evidencias más claras, y en muchos casos las únicas, para crear los escenarios evolutivos, es decir, las historias de las causas y consecuencias del cambio (léase evolución) a lo largo de la vida de un grupo (taxón) de especies, géneros, familias, órdenes, etc. Igual ha sucedido con los restos vegetales hallados, como hojas, partes leñosas y, fundamentalmente, el polen y las esporas, esto es, las células reproductoras simples que a su vez están guardadas en los órganos sexuales (como las flores o los esporangios) que difícilmente se fosilizan. Esto ha sido tan importante para el desarrollo de la paleontología y de la ecología de los grupos extintos, que se ha creado toda una ciencia conocida como palinología, que se encarga de estudiar el polen fósil.

Es típico entre los especialistas desarrollar historias como esta:

> En el Mesozoico, la radiación adaptativa de los reptiles les condujo a ocupar prácticamente todos los ambientes viables, incluida la vida en los mares y en el aire. Algunos volvieron a los mares, adaptándose al medio acuático en sus funciones vitales y reproductoras. Ello les obligó al parto de crías vivas dotadas de la mayoría de las capacidades de los adultos. Presentaban esa adaptación los ictiosaurios, según atestigua el descubrimiento de una infortunada madre, que quedó enterrada y fosilizada durante el parto (Simpson, 1985)

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

La respuesta a las dos preguntas formuladas arriba sería que los fósiles nos dicen muy poco, porque a su vez no es mucho lo que muestran. Entonces, ¿por qué son tan fundamentales para la mayoría de los biólogos y paleontólogos? ¿Por qué pensar que sin ellos no hay manera de estudiar la evolución (transformación) o la filogenia (parentescos)? Tal vez por una simple razón, porque la mayoría de ellos buscan siempre respuestas precisas acerca de los orígenes de los taxa (plural de taxón), o, dicho de otra manera, de las relaciones ancestro-descendiente en las que el fósil siempre es el ancestro y el grupo actual el descendiente de forma necesaria e irrefutable. Las palabras exactas, respectivamente, son primitivo y avanzado.

Esta forma de utilizar y analizar los fósiles es la usual en una escuela de sistemática conocida como clásica o evolutiva. Cuando hablamos de sistemática nos estamos refiriendo al campo de la biología que se encarga de buscar las relaciones de parentesco entre la diversidad biológica, diferente a la taxonomía que trata de la descripción de la diversidad (aunque hay quienes aplican este término para referirse a ambas cosas). Así, la sistemática evolutiva maneja los fósiles como algo muy especial porque es la respuesta a nuestras incógnitas acerca de la procedencia de los organismos que hoy conocemos.

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

Otro tipo de "empleo" de los fósiles en sistemática es el que le da la cladística o sistemática filogenética. Esta escuela tiene como objetivo fundamental el hallazgo de grupos monofiléticos, es decir, de grupos con un ancestro común y que incluya a este y a todos sus descendientes. Pero de ninguna manera este ancestro es un fósil; por el contrario, los antepasados no son identificados y los fósiles son tratados como una especie más, como si fueran un taxón actual.

Uno de los requisitos para identificar a un ancestro de manera expresa es que posea todos sus caracteres primitivos (cosa que, aparentemente, han logrado los paleontólogos y los sistemáticos evolutivos), lo cual es imposible de demostrar pues cada organismo no es más que un conjunto de caracteres primitivos y derivados. De la misma manera, dentro de ese lenguaje se oye con frecuencia hablar de grupos o especies primitivas (como los fósiles) o "avanzadas", cuando los que son primitivos o "avanzados" (o mejor, derivados) son los caracteres y no los taxa. Todo esto entra dentro de las falsas interpretaciones en lo referente al valor de los fósiles en el descubrimiento de las filogenias.

Como ya se dijo antes, los registros fósiles tan solo son partes de los organismos

y, peor aún, nosotros nunca podemos saber cuán completo es el registro conocido en su representación de taxa extintos porque, obviamente, se supone que los fósiles representan grupos ya desaparecidos: en otras palabras, esto significa que los ancestros siempre son extintos.

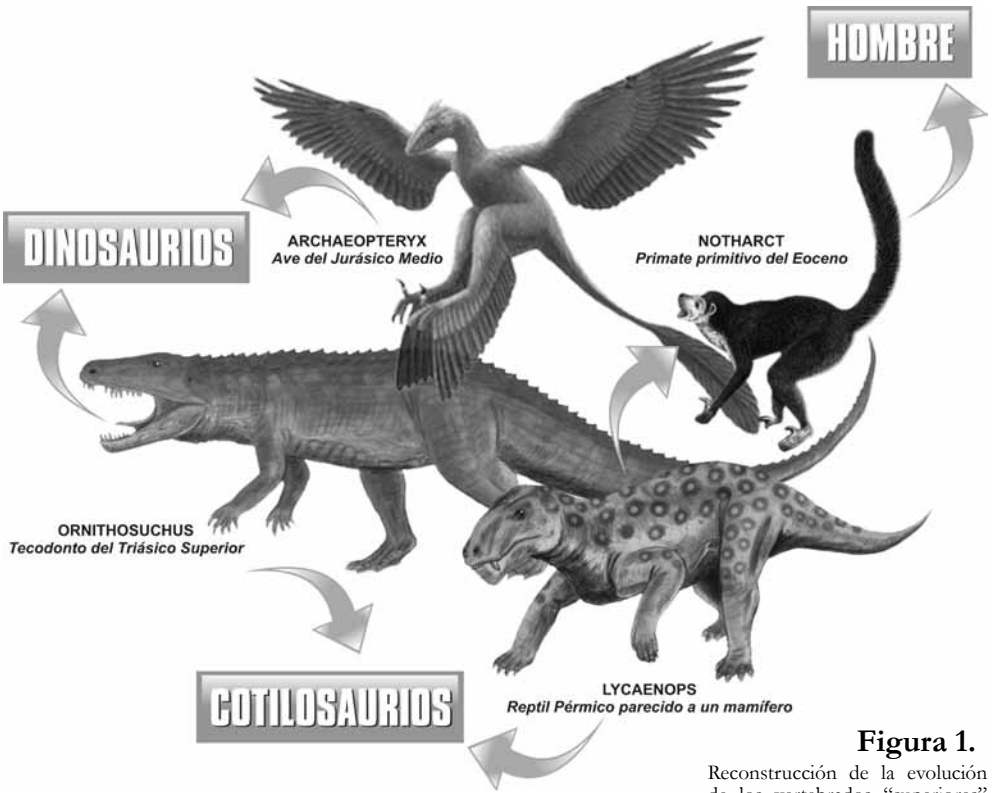


Figura 1.
Reconstrucción de la evolución de los vertebrados "superiores" de acuerdo con Simpson (1985).

En cladística la forma de representar las relaciones de parentesco es mediante hipótesis o cladogramas, en los que los ancestros son igualmente hipotéticos y tácitos. Son diferentes a los árboles filogenéticos que muestran siempre relaciones ancestro-descendiente, con estos últimos expresos, pero dicen poco o nada acerca de las relaciones de parentesco entre los taxa, a no ser aquellos que se supone provienen del mismo ancestro pero que en algún momento de la historia de la tierra se separaron. Podemos entonces considerar realmente que la "escuela" evolutiva no es de sistemática, sino tan solo que agrupa a todos aquellos especialistas dedicados a inventar historias no demostrables de los procesos evolutivos, generando así los escenarios sobre los cuales se habló antes.

Por ejemplo, autores como Tattersall y Eldredge (1977) han reconocido desde hace tiempo, con respecto a la evolución del hombre, que aunque se ha propuesto una enorme variedad de "árboles" filogenéticos (comillas de los autores) para expresar los diversos puntos de vista del proceso de evolución humana, la mayor parte de esos "árboles" es más escenarios, ya que los datos en los cuales se basan incluyen los elementos precisos para la construcción de estos, pero no para aclarar las relaciones entre los "ancestros" fósiles y el *Homo sapiens* actual.

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

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

La pregunta que se sigue entonces es, ¿son necesarios los fósiles para reconstruir la historia de la vida?

Antes de responder a este otro interrogante hay que resaltar el hecho de que

existen dos clases de relaciones entre las especies: ancestro-descendiente y relaciones por ancestro común. Como ya hemos visto, para los paleontólogos y los sistemáticos clásicos los fósiles nos dan la respuesta a la primera: pero, ¿y qué son respecto a la segunda?, ¿no sirven para establecer esta relación?

Uno de los puntos de vista más interesante es el propuesto por el paleontólogo Colin Patterson del British Museum (Natural History) de Londres, uno de los que más critican la forma como sus colegas "manejan" los fósiles. Una de las principales objeciones es que aquellos tratan a los grupos actuales como si estuvieran ya fosilizados, además de que muchas de las relaciones establecidas para numerosos taxa han sido determinadas por el registro fósil exclusivamente, aunque este sea mínimo o, en muchos casos, ausente.
La principal razón por la que se ha seguido esta tradición, de acuerdo con Patterson,

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

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

Es muy común dentro de la paleontología –y este es uno de los más fuertes cuestionamientos de los cladistas– considerar relaciones de ancestro-descendiente entre grupos supraespecíficos (como reptiles ancestros de las aves y de los mamíferos, etc.). El propio Patterson es muy crítico en este sentido y anota que este punto de vista no es consistente con la teoría evolutiva porque son solo las especies, y no los grupos, las que pueden tomar parte en una relación de ancestro-descendiente (aunque este no es el momento para discutir acerca de la realidad de la existencia de las especies, sí es importante resaltar que estas son las únicas entidades evolutivas en la naturaleza, cuando se trata de fenómenos

macroevolutivos, como lo que estamos haciendo en este momento).

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

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

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

Un caso es suficiente para ilustrar en parte lo dicho anteriormente. Siguiendo el

razonamiento clásico, podemos tomar el ejemplo de los "reptiles" como ancestros de los mamíferos y de las aves (Figura 1). Simpson hace alguna reconstrucción de algunos vertebrados fósiles, a partir de los cuales presenta la evolución de los grupos "superiores". Se ha reconocido desde hace tiempo que los cotilosaurios ("reptiles" más primitivos) son los ancestros de los "reptiles" extintos, como los dinosaurios, y que a su vez los reptiles lo son de las aves y de los mamíferos, debido a que sus registros fósiles son más antiguos. Sin embargo, aquí vemos un "reptil mamiferoide" cuyo registro es más viejo que el de los tecodontos, a los que se considera los verdaderos ancestros de las aves y de los dinosaurios. De aquí, entonces, se desprenden varias inconsistencias:

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

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

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

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

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

Por consiguiente, los fósiles son útiles si se les da el mismo tratamiento que a los

grupos actuales y no se emplean para fosilizar a los presentes.

Bibliografía

Cracraft, J. (1979), "Phylogenetic Analysis, Evolutionary Models, and Paleontology", en Cracraft, J. y Eldredge, N. *Phylogenetic Analysis and Palentology*, Columbia University Press, New York, pp. 7-39.

Patterson, C. (1981), "Significance of Fossils in Determining Evolutionary Relationships", en *Ann Rev Ecol Sys*, 12, pp. 195-223.

Tattersall, L. y Eldredge, N. (1977), "Fact, Theory, and Fantasy in Human Paleontology", en *Am Sci*, 65 (2), pp. 204-211.

Rudwick, M. (1987), *El significado de los fósiles*, Hermann Blume, Barcelona.

Simpson, G. (1985), *Fósiles e historia de la vida*, Biblioteca Scientific American, Prensa Científica Editorial Labor, Barcelona.

Wendt, H. (1968), *Antes del diluvio*, Editorial Noguer, S.A. Barcelona.

RITMO Y MODALIDADES DE LA EVOLUCIÓN. EL CASO DE LOS PEQUEÑOS COMEDORES DE HIERBA

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

A la memoria de Oswaldo Reig

La evolución de los équidos (o caballos) constituye uno de los ejemplos más divulgados dentro de la casuística de la paleontología evolutiva. Al contrario de lo que sucede con el registro fósil de Europa, en donde esta familia aparece representada intermitentemente, la documentación recogida en Norteamérica permitió elaborar, desde finales del siglo pasado, uno de los primeros modelos de gradualismo filético o evolutivo. Presentado en muchos manuales como una "prueba de la evolución", este ejemplo se repitió hasta la saciedad en forma de esquemas bidimensionales, en los que, desde el primitivo *Eohippus*, del tamaño de un perro, hasta el caballo moderno, era posible constatar un cambio aparentemente lineal y progresivo en algunas características anatómicas: además del aumento de talla, las patas reducían sus dedos de tres o cuatro hasta uno, el cráneo se hacía cada vez más largo, a la vez que el cerebro aumentaba también su volumen.

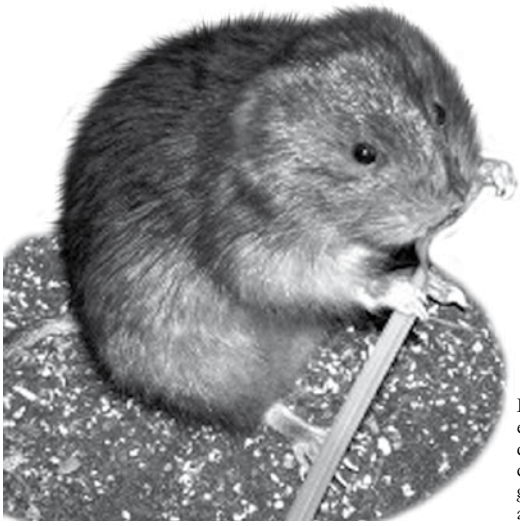


Figura 1.
Los arvicólidos (o microtinos) constituyen un caso excepcional entre los roedores, se trata de una familia de dispersión holártica que en el último medio millón de años ha alcanzado una extraordinaria diversidad de géneros y especies. En la foto, *Arvícola sapidus* (rata de agua europea).

Este aparente gradualismo era roto tan solo por un carácter, a saber, la forma de los molares. En efecto, en los representantes del Mioceno tardío, estas piezas dentarias parecían sufrir una rápida transformación que afectaba a la altura de sus coronas. Así, los

molares de las formas eocénicas y oligocénicas eran de corona baja, parecidos a los de los actuales tapires y rinocerontes. Su alimentación, se supuso, debió componerse básicamente de hojas y frutos, cuyo carácter blando no debió ocasionar un desgaste muy pronunciado sobre los dientes. Por el contrario, en las formas de finales del Mioceno y hasta la actualidad, la altura de la corona del diente creció de manera considerable, el esmalte se replegó en numerosas crestas y los huecos fueron rellenados con cemento dentario, a fin de proporcionar una mejor fijación de la pieza en la mandíbula.

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

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

El caso de los pequeños comedores de hierba

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

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

Pero es que, además, los arvicólidos tienen una importante significación de tipo paleoecológico, ligada a su propio origen como grupo. En efecto, el origen y evolución posterior de los arvicólidos parecen estar estrechamente vinculados a la evolución climática de finales del Terciario y del Cuaternario (en los periodos conocidos como Plioceno y Pleistoceno). Es bien sabido que este lapso de tiempo, que agrupa los últimos tres millones de años, se ha caracterizado por la alternancia de fases climáticas de tipo frío, junto a otras más cálidas. A lo largo de toda su historia evolutiva, las sucesivas expansiones de los arvicólidos parecen ligadas a las primeras de estas fases. Este es el caso de algunos representantes actuales, como los ya mencionados lemmings,

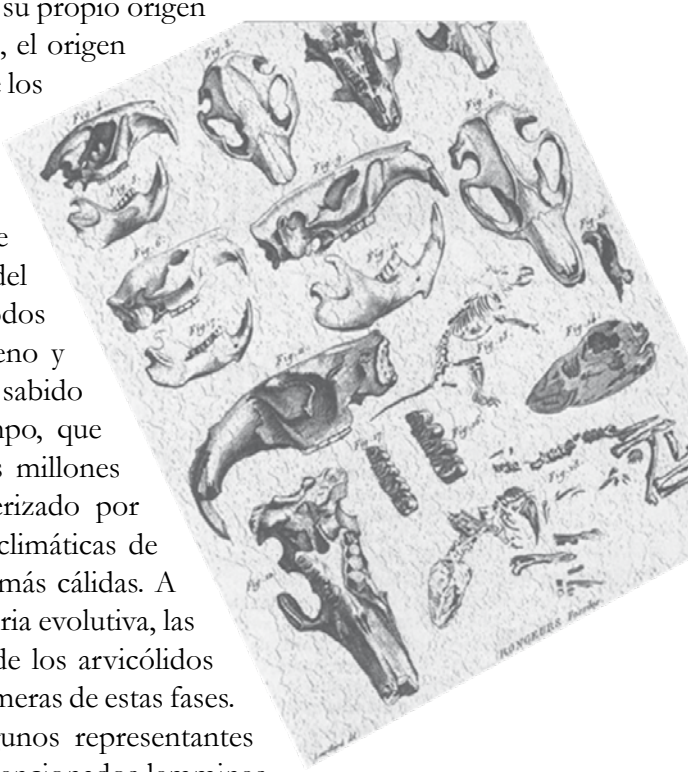


Figura 2.

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

o algunas especies de topillos (por ejemplo, *Microtus Novalis*). Otras especies, sin embargo, como *Microtus cabrerae*, aparecen ligadas al desarrollo de un clima de tipo mediterráneo.

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

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

Varios de estos primeros especialistas eran en realidad zoólogos que habían extendido su interés por las especies actuales al terreno de los arvicólidos fósiles. Si bien en otros grupos este es un salto arriesgado, no ocurre así con esta familia de roedores dadas sus peculiares condiciones de fosilización. En efecto, los arvicólidos constituyen la dieta predominante en la mayoría de las rapaces nocturnas, las cuales regurgitan las partes esqueléticas de sus víctimas en forma de unas acumulaciones ovoides llamadas "egagrópilas". Estas regurgitaciones pueden llegar a formar enormes acúmulos de restos de varios metros de espesor (Figuras 4 y 5). Muchos de estos depósitos, pertenecientes a la parte superior del Terciario o del Cuaternario, han llegado hasta nuestros días fosilizados en el interior de cuevas y macizos calcáreos. No es de extrañar, por tanto, que zoólogos como Hinton o Miller se interesasen también por las extraordinarias

acumulaciones de restos procedentes de este tipo de yacimientos, máxime cuando buena parte de las especies están estrechamente emparentadas o son prácticamente idénticas a las poblaciones actuales.

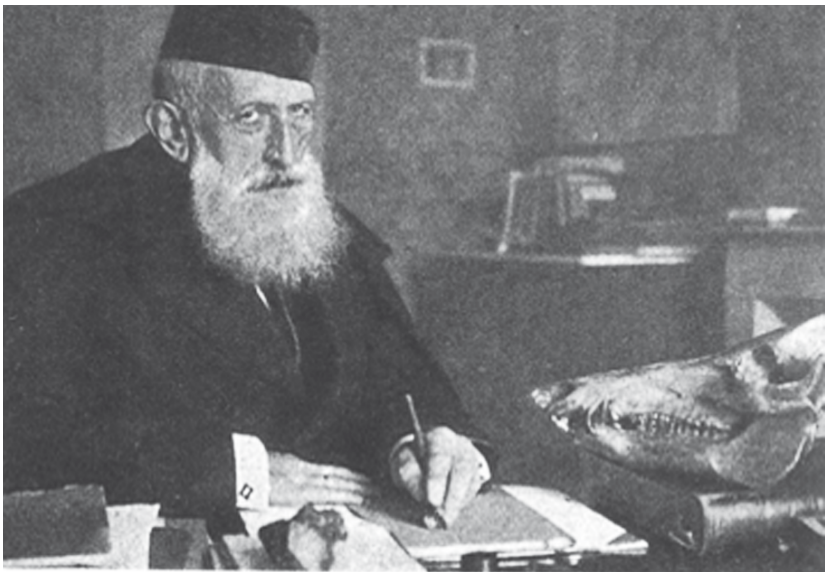


Figura 3.
El estudio de los arvicólidos cobró un rápido auge en Europa, gracias a las monografías de autores como Charles I. Forsyth Major (1902).

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

constituye uno de los criterios taxonómicos más fiables. Por tanto, ni Hinton ni Forsyth Major tuvieron especiales dificultades para iniciar sus estudios sobre las faunas de arvicólidos fósiles del Cuaternario, ya que el tipo de análisis por realizar era muy parecido al que habían utilizado en sus trabajos sobre las faunas recientes de micromamíferos.

Los molares de los arvicólidos son muy característicos, formados por una sucesión de crestas alternantes que rebanan limpiamente los tallos que quedan atrapados entre ellas. En este sentido, los conjuntos de crestas superiores e inferiores actúan como los filos de unas tijeras (Figura 6). Es por ello que, a diferencia de los équidos y otros herbívoros, los molares de los arvicólidos presentan una superficie perfectamente plana o, a lo sumo, ligeramente cóncava. Diseños dentarios de este tipo con molares de superficie plana compuestos por una sucesión de crestas, se encuentran ya hace unos diez millones de años en los géneros *Rotundomys y Microtocricetus*. Aunque ambos pertenecen a la familia de los cricétidos, que a su vez dio origen a los arvicólidos, no es probable que exista una relación directa entre ellos.

Los primeros arvicólidos verdaderos tuvieron su origen probablemente en algún lugar de Asia central, hace alrededor de 6 o 7 millones de años. Es en ese momento cuando se detectan los primeros indicios de una incipiente crisis climática, crisis que en las regiones más septentrionales debió favorecer la sustitución de la flora subtropical típica del Mioceno por otra de carácter más estépico. En ese contexto, los primeros arvicólidos, pertenecientes a los géneros *Microtodon, Celadensia y Promimomys*, presentan ya las características propias del grupo, pero su diseño dentario es aún muy próximo al de los cricétidos, con molares simples de corona relativamente baja.

El aumento de superficie cortante se produjo en los arvicólidos de manera algo diferente a como hemos visto en los équidos. En primer lugar, la situación de una partida de este grupo de roedores era claramente más precaria que en el caso de aquellos grandes herbívoros. Mientras los équidos mantenían su serie molar y premolar completa, el grupo que dio origen a los arvicólidos presentaba una formula dentaria en extremo reducida. En efecto, precisamente cricétidos y múridos se caracterizan entre los roedores por carecer de premolares, quedando toda la serie yugal reducida a tres molares por hemimandíbula. En la mayor parte

Figura 4.

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

Figura 5.

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

de los équidos, los premolares, lejos de reducirse o desaparecer, se molarizan, es decir, adquieren la misma forma y dimensiones de los molares, aumentando por tanto significativamente la superficie de abrasión. Sin embargo, esta fórmula no ha podido ser seguida por los arvicólidos, dotados tan solo de tres molares por hemimandíbula. En su lugar, los primeros molares inferiores (y, en menor medida, los terceros superiores) se han ido haciendo cada vez más largos, multiplicando progresivamente el número de lóbulos dentarios. Esta fórmula no es exclusiva de los arvicólidos. Así, *Microtía*, una especie de rata endémica de lo que un día fue la isla de Gargano, en el sur de Italia, muestra también una tendencia a la multiplicación de sus lóbulos dentarios, de una manera que recuerda extraordinariamente a la de aquellos.

Evolución gradual en los primeros arvicólidos

El esquema del primer molar en los primitivos arvicólidos (Figura 7) es todavía muy similar al de sus antepasados, los hámsteres del Mioceno: cuatro lóbulos dentarios (que corresponden a las cuatro cúspides principales de cualquier molar de mamífero) más un lóbulo anterior redondeado. Los representantes del género *Promimomys*, originarios de las planicies centrales de Asia, protagonizaron un amplio proceso de expansión a principios del Plioceno, hace unos 4 millones de

años, extendiéndose desde el extremo occidental de Europa hasta Norteamérica. Esta primera fase de dispersión fue probablemente debida a alguna incipiente crisis climática de tipo frío. Con todo, a principios del Plioceno las faunas de Eurasia continúan denominadas por los múridos, el grupo que incluye las actuales ratas y ratones. En este último continente, *Promimomys* es sustituido por *Mimomys*, una forma con molares algo más altos que dará lugar a un gran número de especies distintas, las cuales desplazarán definitivamente a las faunas de múridos persistentes del Mioceno superior. Los arvicólidos devienen entonces, hace unos 3 millones, de años los roedores dominantes en las asociaciones de micromamíferos de la región holártica.

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

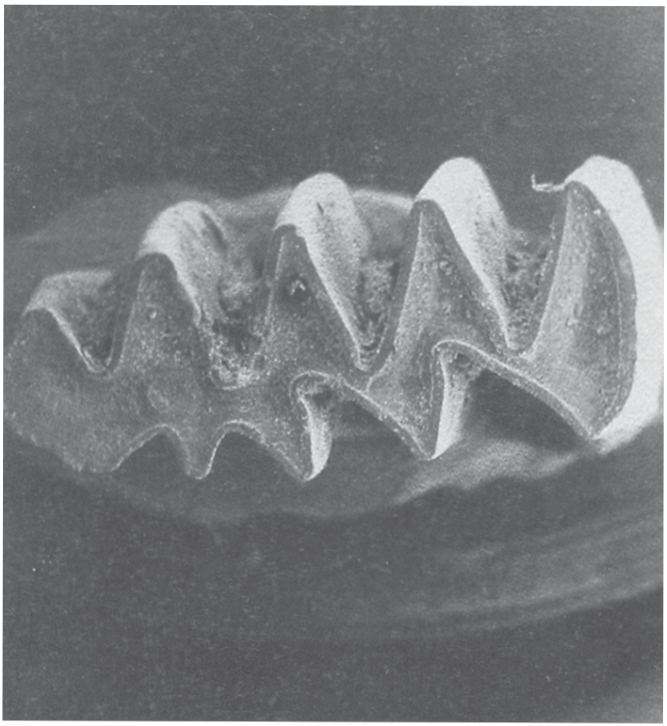


Figura 6.

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

muy simplista, el proceso general de transformación puede considerarse paradigmático para otros arvicólidos. Los representantes más primitivos de este grupo, pertenecientes a las especies *Mimomys davakost* y *M. occitanus*, presentan molares todavía muy próximos a su antecesor *Promimomys*: corona relativamente baja, formada por una serie de lóbulos alternos. *Mimomys,* sin embargo, muestra un primer molar inferior en el que se ha producido ya una modificación sustancial del plan de los cricétidos, con una notable ampliación de la superficie de abrasión del molar, que ve incrementado el número de lóbulos dentarios de 5 a 7. A lo largo del Plioceno, además, asistimos a un proceso por el cual la altura de la corona tenderá a aumentar ininterrumpidamente, al hilo de un también progresivo aumento de tamaño.

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

Como el lector ya habrá apreciado, el proceso evolutivo asociado a esta modificación corresponde a un mecanismo heterocrónico, esto es, a un cambio que modifica el ritmo de desarrollo del individuo. Más concretamente, el proceso seguido por estos arvicólidos corresponde a un fenómeno de aceleración evolutiva, por el cual los caracteres adultos del ancestro aparecen en los estadios juveniles del descendiente. De este modo, de una manera irreversible, *Mimomys* fue modificando gradual pero espectacularmente su morfología dentaria, con molares cada vez más altos y simples, proceso que llega al máximo en los últimos

representantes del Plioceno superior y del Pleistoceno inferior. Con todo, hay que decir que, a pesar de todas estas modificaciones, el número de lóbulos dentarios de los molares inferiores de *Mimomys* no varía a lo largo de su periplo pliocénico.

A partir de aquel momento, que coincide *grosso modo* con el tránsito Plio-Pleistoceno, se va a producir una inflexión en la evolución de los arvicólidos en Eurasia, y más particularmente dentro del grupo de los *Mimomys*. En efecto, en su mayor parte, los arvicólidos del Pleistoceno (y, por supuesto, los actuales) difieren de sus ancestros pliocénicos por la ausencia de raíces, uno de los últimos caracteres dentarios que todavía permitía identificarlos como formas derivadas de sus antepasados, los cricétidos. Además, como ya ocurriera con la aparición de cemento dentario, este fenómeno de pérdida de las raíces se produce más o menos de manera simultánea en diferentes líneas a la vez. En realidad, más que hablar de una estricta "pérdida" de raíces, habría que decir que estas dejan de aparecer o no llegan a hacerlo nunca en la vida del individuo. De nuevo, aquí cabe interpretar esta modificación como un fenómeno heterocrónico, ligado a la ontogenia del animal. En un primer golpe de vista, la ausencia de raíces podría ser catalogada como un carácter infantil o juvenil, que se ha preservado en las formas adultas de los representantes pleistocénicos. Si ello fuese así, nos encontraríamos ante un caso de neotenia, exactamente el fenómeno opuesto a la aceleración (que, como hemos visto, fue durante el Plioceno el principal

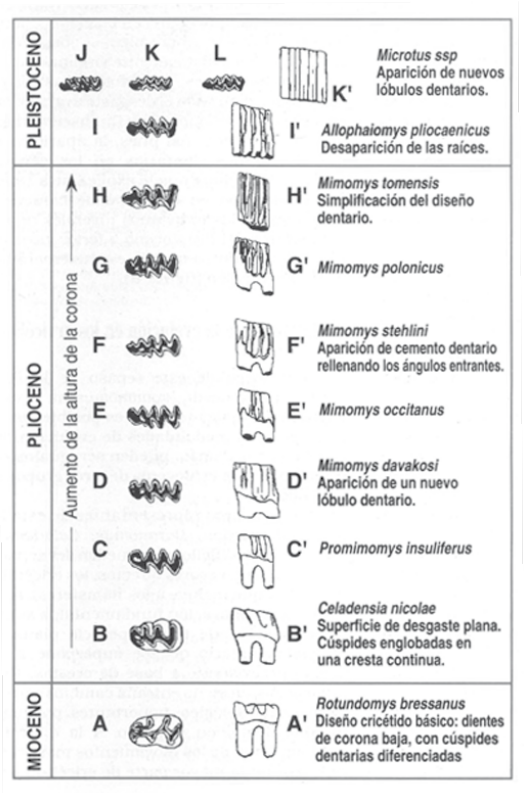


Figura 7.

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

mecanismo de modificación de la morfología dentaria de *Mimomys*). Aun cuando puedan existir dudas sobre el carácter neoténico de la ausencia de raíces en los arvicólidos pleistocénicos, la influencia de la neotenia (esto es, la retención de caracteres juveniles en el adulto) es evidente a lo largo de la evolución de este grupo durante el Cuaternario.

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

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

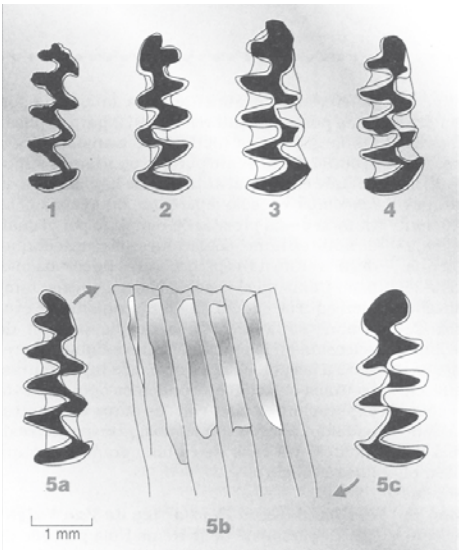


Figura 8.

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

Modalidades de la evolución en los arvicólidos

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

Los primeros representantes de esta familia (*Microtodon, Baranomys, Celadensia y Promomys*) difícilmente pueden ser separados de sus antecesores directos, los cricétidos (la familia que incluye a los hámsteres), si no es por una innovación fundamental, a saber, la adquisición de una superficie plana de desgaste dentario que se superpone a un diseño preexistente a base de crestas; esta innovación en sí no entraña cambios estructurales o morfológicos importantes, por cuanto solo afecta, en el fondo, a la dirección predominante de los movimientos masticatorios. Así, en la mayor parte de cricétidos, un diseño dentario a base de cúspides (o bunodonto) o de crestas (lofodonto) con relieve, se asocia a un proceso masticatorio complejo en el que muchas veces son dominantes los movimientos de tipo labial-lingual (o transversales), como ocurre en la mayor parte de los grandes herbívoros (como en los équidos o en los rumiantes). Por el contrario, cuando, como sucede en los arvicólidos, se introduce como vector dominante una componente antero-posterior, el resultado previsible sobre la

dentición es la tendencia a desarrollar una superficie plana de desgaste. De hecho, esta innovación no ha sido exclusiva de los arvicólidos, ya que este tipo de adaptación se observa también en otros grupos de hámsteres fósiles. En todos los casos, sin embargo, se constata que la adopción de una superficie de desgaste plana debió ser un proceso sumamente rápido, que aparece como un "salto evolutivo" en el registro fósil.

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

Filogénia y sistemática

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

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

En realidad, los cuatro procesos aparecen con frecuencia asociados: un aumento de hipsodontia va normalmente ligado a un crecimiento de talla y a la eliminación

de diversos elementos accesorios de la corona (homogenización). Además, a excepción de la pérdida de raíces (que parece ligada a un fenómeno neoténico o de retardo evolutivo), un único mecanismo heterocrónico, la aceleración, permite explicar todo este conjunto de modificaciones. Aun así, es innegable que la evolución de *Mimomys* en el Plioceno, así como la de otros grupos, constituye un ejemplo claro de cambio gradual y progresivo en una determinada dirección. ¿Cuál puede haber sido la causa de este cambio, desarrollado a lo largo de más de 3 millones de años? Ante nosotros se presentan cuatro escenarios posibles:

a) Ortogénesis y canalización

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

b) Selección direccional u ortoselección

La selección direccional (a veces denominada "ortoselección") constituye, en cierto sentido, la respuesta del neodarwinismo al problema de las tendencias evolutivas y de las largas series filogenéticas de cambio gradual y progresivo. Supone que la selección natural, aplicada constante y progresivamente a la evolución de un grupo, permite explicar estos fenómenos de cambio evolutivo gradual durante millones de años. En el caso de la evolución de *Mimomys*, habría que admitir, de igual manera, una permanente y gradual degradación del ambiente que, a lo largo de 3 millones de años, habría forzado también en las especies de este género un cambio así mismo gradual y progresivo. Sin embargo, para cualquier persona con mínimos conocimientos en biología de las poblaciones, se hace extremadamente difícil imaginar un tipo de presión de selección, aplicada de una manera constante a lo largo de millones de años.

c) Gradualismo puntuado

Con este término queremos indicar una posible variante del modelo de Equilibrios puntuados de Eldredge y Gould, que no difiere sustancialmente de la interpretación dada por estos autores en 1972, para explicar las largas series filéticas de transformación gradual. Según este patrón, podríamos suponer que el gradual aumento de hipsodontia de *Mimomys* es solo aparente. En realidad, se trataría de un proceso de reemplazo por el cual, de tanto en tanto, poblaciones más hipsodontas desplazarían a sus predecesoras de corona más baja. Como en el caso de la ortogénesis, también aquí se generaría un mecanismo de evolución "sin retorno", ya que la presión de selección en los momentos de cambio favorecería a las poblaciones algo más hipsodontas. La única objeción que podemos oponer a esta explicación es que, con los datos existentes, es posible afirmar que *Mimomys* responde realmente a un caso de cambio gradual en una línea evolutiva.

d) Efecto Reina Roja o Ley de Van Valen

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

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

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

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

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

más o menos simultáneamente, en distintas líneas, confirmando un efecto predicho por la hipótesis de la Reina Roja. Finalmente, una vez agotada la vía de la hipsodontia creciente y convertidos los molares en piezas de crecimiento continuo, las especies de los géneros *Microtus y Pitymys* abren de nuevo, a partir del Pleistoceno medio, la vida de la multiplicación de los lóbulos dentarios, a través de un mecanismo heterocrónico de neotenia o retardo evolutivo.

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

* Una versión previa del presente ensayo fue incluida en la obra *La evolución y sus metáforas* (Tusquets Editores, Barcelona, 1994). Para su inclusión en este número ha sido debidamente revisado y actualizado.

¿Cuántos Somos Y Cómo Nos Cuantificamos?

Daniel Rafael Miranda Esquivel,
Adriana Marcela Morales Guerrero y
Susy Echeverría Londoño
Laboratorio de Sistemática y Biogeografía
Universidad Industrial de Santander
Bucaramanga, Colombia

Los problemas más interesantes en biología están de una u otra forma ligados a la palabra especie, desde los tópicos de conservación y biotecnología, hasta las hipótesis de biología evolutiva; dentro de este marco de ideas, una de las principales preguntas que surge es, ¿cuántas y cuáles especies existen? Para resolverla es necesario conocer los caracteres y la distribución geográfica de los organismos, adicionalmente debe considerarse la forma como se usa tal información, por lo que es necesario cuestionarse acerca de cuáles son las reglas de decisión que se deben aplicar para determinar los límites de una especie. En este artículo presentamos algunas reglas de decisión para aquella delimitación, discutiremos ciertos acercamientos que utilizan de manera implícita o explícita una topología, similar a un análisis filogenético, tales como la filogeografía según Avise, el análisis cladístico de haplotipos, además del análisis de clados anidados basado en redes haplotípicas. Por ultimo discutiremos el análisis de varianza molecular para evaluar la significancia estadística de los grupos previamente definidos. En primera instancia haremos una breve explicación de los métodos, expandida en cajas que explican cómo funcionan las técnicas y, posteriormente, presentaremos dos evaluaciones empíricas de delimitación de especie en chinches y grillos que nos mostrará las fortalezas y debilidades de cada método.

La pregunta sobre cómo decidir ha tenido innumerables respuestas. Inicialmente, la decisión de los taxónomos se consideraba la regla sobre la cual se debían sopesar todas las decisiones, sin embargo, la habilidad de estos investigadores mostró ser en muchos casos poco eficiente: se describía una especie que era en realidad un conjunto de especies y se creaban problemas nomenclaturales, cuando dentro de los tipos efectivamente existían dos o más especies. Adicionalmente, no siempre el juicio del taxónomo era el mismo y se podían encontrar

errores al asignar distintos nombres a la misma serie de organismos, así como cambios nomenclaturales al tener un mejor conocimiento de la variación o simples "cambios de opinión". Al tiempo que ocurrían estas cosas, es claro que existen especies de difícil identificación con las primeras herramientas disponibles de morfología tradicional, por ello la taxonomía basada exclusivamente en morfología ha dado paso a la inclusión del ADN como una fuente adicional de caracteres, pero, incluso así, el uso de caracteres morfológicos o moleculares debe seguir una regla o reglas para definir cuándo dos organismos son asignados a la misma unidad.

En 1949, Amadon implementa la regla del 75%, como una aproximación para la delimitación de subespecies. En este estudio se establece que el 75% de los individuos de una población de aves (de la especie *Falcipennis canadensis*), que manifiestan el mismo carácter, se les asigna el estatus de subespecie morfológica. Esta regla de corte es considerada arbitraria y puede ser contradicha por algún otro carácter de la población. Esta regla se aplica más o menos de manera literal en virus en los que, dependiendo del grado de variación, se asigna el nivel taxonómico, y tal y como se presenta para virus, en algunos otros grupos se sigue este esquema de porcentaje de variación o similaridad molecular. Sin embargo, se deben mencionar otros acercamientos.

Filogeografía (filogenia+geografía)

Este análisis se desarrolló a partir del trabajo de Avise y colaboradores, en el año de 1987, como resultado de la importancia del ADN mitocondrial como herramienta molecular útil para delimitar grupos en organismos eucariontes, debido a su rápida tasa de cambio y modo no recombinante (por su herencia materna). En este campo de investigación, la variación genética, como medida del flujo de información entre organismos, se delimita a partir de un árbol filogenético en el que las especies biológicas son reconocidas como ramas separadas o unidades filogeográficas, definidas por altos límites de confianza de los nodos, y por una fuerte orientación geográfica de los grupos. En otras palabras, las especies son reconocidas como unidades geográficas y genéticas discontinuas.

El esquema propuesto por Avise muestra que la formacion de dos nuevas especies, a partir de una especie o población ancestral, involucra distintos estados

de "especies incipientes". Inicialmente se generan dos "grupos" polifiléticos; posteriormente, una de las dos "especies incipientes" se convierte en parafilética y la otra en monofiletica, hasta llegar a la monofilia recíproca de las dos unidades en consideración (Figura 1).

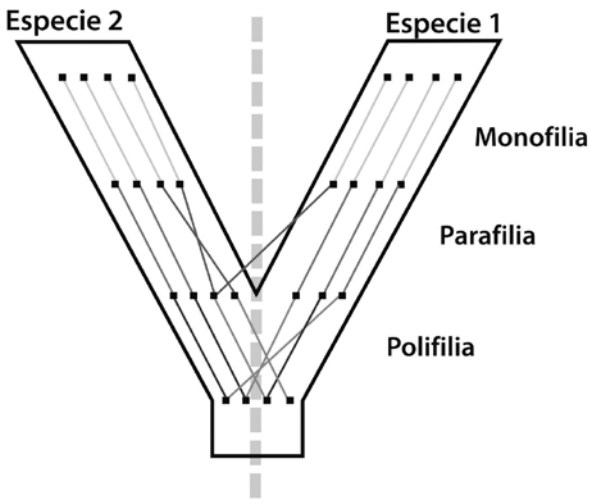


Figura 1.

La figura muestra los tres estados propuestos por Avise por los que deben pasar dos especies: desde polifilia (los haplotipos son derivados parentales de ambas especies), pasando por parafilia (una de las especies tiene haplotipos derivados de las dos especies parentales) hasta monofilia, donde todos los haplotipos de cada una de las especies ya no se hallan relacionados con los de la otra especie.

Dentro de los trabajos empíricos en el neotrópico que implementan el análisis filogeográfico para la delimitación de especies, encontramos a Venegas-Anaya y a sus colaboradores quienes, en el año 2008, evalúan la existencia de cuatro subespecies de la especie de cocodrilo *Caiman crocodilus,* a partir de secuencias de ADN mitocondrial y su rango geográfico. En este estudio se encuentra que las subespecies taxonómicas constituyen filogrupos significativos y, por lo tanto, corresponden a especies biológicas. Otro estudio empírico representativo del neotrópico es el desarrollado por Weir y colaboradores, en el año 2008, quienes evalúan la estructura filogeográfica en una especie de aves del neotrópico, *Chlorospingus ophthalmicus*; los autores hallaron evidencia para separar esta especie en tres nuevos clados o filogrupos que constituyen las nuevas especies: *C. semifuscus, C. inornatus y C. tacarcunae.*

El procedimiento para realizar un análisis filogeográfico siguiendo la idea de Avise, se describe en la Caja 1.

NCA

En 1995, Templeton y colaboradores proponen el análisis de clados anidados para delimitar la especie cohesiva con un enfoque filogeográfico; esta técnica evalúa la asociación existente entre los clados y la distribución geográfica por medio de una prueba estadística. En el análisis se infiere el tipo de procesos que dan lugar a la asociación de los organismos por medio de una clave de inferencia dicotómica; la hipótesis nula aquí es que los organismos muestreados son una única especie (un linaje evolutivo), y puede ser refutada solo si se infiere algún evento de fragmentación alopátrica, con el cual se predice la existencia de varias especies (linajes separados).

Dentro de los trabajos realizados para delimitar especies que implementan el análisis de clados anidados, se encuentra el realizado por Turner y colaboradores, en el año 2000, quienes evalúan los límites de divergencia genética del mejillón de agua dulce, *Lampsilis hydiana*, por medio de los análisis de varianza molecular y clados anidados; este estudio encuentra que ambos métodos identifican una estructura genética significativa entre especies. Otro trabajo realizado para determinar el límite de las especies mediante NCA, es el de Alexandrino y colaboradores, en el año 2002, quienes delimitan especies en salamandras del Norte de Iberia. Este método también ha sido usado para inferir la estructura poblacional, así lo utilizaron Cheviron y colaboradores en el año 2005, quienes evaluaron el origen de la biodiversidad de las aves del neotrópico.

El procedimiento para realizar un análisis de clados anidados siguiendo la idea de Templeton en 1995, se describe en la Caja 2.

CHA

En 1999, Brower propuso el análisis cladístico de haplotipos para delimitar la especie filogenética. Aquí la especie es definida como todos los haplotipos que forman una sección continua en un análisis de agrupamiento (sin presentar pasos mutacionales), separada de otros grupos haplotípicos por una única rama. Por lo general, el análisis de agrupamiento se realiza con una red haplotípica o un cladograma no enraizado.

Entre los trabajos realizados que delimitan la especie filogenética se puede citar el de Eaton y colaboradores en el año 2008, quienes prueban la hipótesis de

delimitación taxonómica de los cocodrilos africanos del género *Osteolaemus*, y encuentran que CHA provee evidencia de 3 linajes evolutivos divergentes (3 especies). Otro trabajo que implementa esta metodología es el de Pons y colaboradores en el año 2006, quienes delimitan especies en el escarabajo tigre del género Rivacindela, y hallan evidencia de 47 especies.

El procedimiento para realizar un análisis cladístico de haplotipos, siguiendo la idea de Brower en el año de 1999, se describe en la Caja 3.

AMOVA

El análisis de varianza molecular es un método desarrollado por Excoffier y colaboradores en el año de 1992, su principal objetivo es evaluar la estructura genética poblacional dentro de una especie, con base en un análisis de varianza usando datos moleculares (AMOVA); la hipótesis nula de este es la homogeneidad entre los componentes de variación y por ende, la falta de efecto de estos componentes sobre la variación total; la hipótesis alterna es la influencia de alguno de los componentes sobre esta variación total y, por lo tanto la delimitación de grupos. El análisis de varianza molecular se considera un análisis de varianza (ANOVA) jerárquico, es decir que evalúa el efecto de los componentes sobre la variación total entre grupos, poblaciones dentro de grupos y haplotipos de las poblaciones. Este método no delimita la especie directamente, sino que evalúa la significancia estadística de los grupos predefinidos como especies, dependiendo de otros métodos que infieren especie biológica, como es el caso de NCA y filogeografía.

Dentro de los trabajos empíricos en el neotrópico que usan el análisis de varianza molecular para evaluar el límite de especies encontramos el estudio de Schmidt-Lebuhn y colaboradores en el año 2007, quienes evaluaron la estructura y límites genéticos significativos para los géneros *Polylepis* y *Minthostachys* de plantas de la familia *Rosaceae*.

El procedimiento para realizar análisis de varianza molecular siguiendo la idea de Excoffier y colaboradores en el año de 1992, se describe en la Caja 4.

La evaluación empírica

Presentamos a continuación dos trabajos empíricos para delimitar los límites de

las especies en dos grupos taxonómicos distintos.

1. Delimitación de especie en Triatoma dimidiata

Triatoma dimidiata es el principal vector de la enfermedad de chagas y se encuentra distribuido desde México hasta Bolivia. En el artículo de Bargues en 2008 se afirma que existen dos clados principales del vector, los cuales inicialmente podrían ser asignados a distintas especies. El primer clado situado en Yucatán, Guatemala, Chiapas y Honduras, que corresponde a la subespecie *T. aff. Dimidiata*, y un segundo clado distribuido en México, Centro América y Sur América, conformado por cuatro subespecies: *T. d. dimidiata, T. d. capitata, T. d. maculipennis* y *T. d. hegneri*. Para delimitar las posibles especies dentro de Triatoma dimidiata se evaluaron las 137 secuencias citadas en el artículo mencionado, con dos criterios operacionales para la delimitación de la especie biológica (NCA y filogeografía, según Avise), y un enfoque cladístico para la especie filogenética (CHA). Por último, para derivar la significancia de los grupos definidos como especie biológica se utilizó el análisis de varianza molecular (AMOVA).

En el análisis de clados anidados (NCA) se presentan dos grupos/clados definidos, que merecen estatus de especie *T. d. capitata* y *T. aff. dimidiata*. Esta última tiene una distribución restringida hacia Yucatán y las Islas de Holbox y Cazumel, donde la cadena montañosa de la Sierra Madre probablemente tiene un papel

Figura 2.
Delimitación de especies en *Triatoma dimidiata*.

Figura 2a.
Distribución geográfica de *Triatoma dimidiata*: cada forma sobre el mapa representa una subespecie: los circulos pequeños corresponden a la subespecie *T. dimidiata maculipennis*; los cuadrados corresponden a *T. dimidiata dimidiata*; la figuras alargadas pertenecen a la subespecie *T. aff. dimidiata* y las x corresponden a *T. dimidiata capitata*. Cada una de estas subespecies se encuentra delimitada dentro del grupo del mismo color. El circulo grande representa un evento de fragmentación alopátrica entre *T. aff. dimidiata* y los otros grupos.

importante en el aislamiento de esta subespecie. La subespecie *T. d. capitata* es un grupo distribuido en Colombia y Panamá, cuyo aislamiento y diversificación se deba al rol importante que juegan los procesos de separación de Norte y Sur *América* en el Plioceno; la Figura 2a ilustra la distribución geográfica de *T. dimidiata* con un evento de fragmentación alopátrica que separa a *T. d. dimidiata* de los otros grupos.

En el análisis filogeográfico según Avise, se revela la existencia de cuatro grupos diferentes, pero solo *T. aff. dimidiata* tiene un valor alto de limite de confianza (80%), por ende, dado este análisis, solo *T. aff. dimidiata* merece estatus de especie (figura 2b).

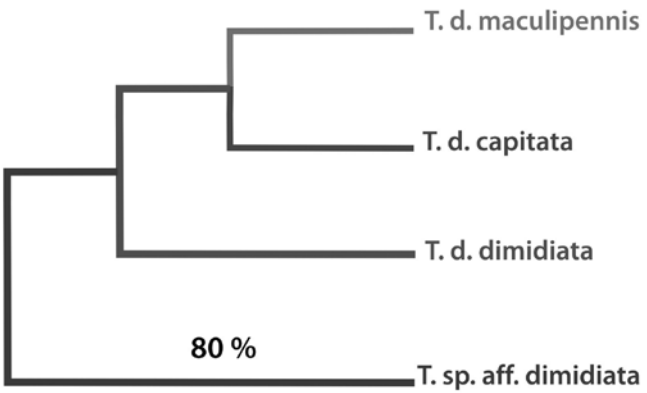


Figura 2b.

Relaciones filogenéticas generales de las subespecies de Triatoma dimidiata.
El número sobre la rama representa el valor de límite de confianza de bootstrap.

Los resultados del análisis de varianza molecular muestran que la mayor variación se presentó al comparar la subespecie *T. aff. dimidiata* con el resto de los grupos (74,52% del total de la variación), con una baja porción de variación asignada a diferencias entre poblaciones dentro de grupos (16,23%) y dentro de poblaciones (9,25%). Esto justifica considerar a *T. aff. dimidiata* como un grupo independiente.

En el análisis cladístico de haplotipos se corrobora la hipótesis a priori del agrupamiento, como consecuencia las subespecies *T. aff. dimidiata* y *T. d. maculipennis* se consideran como especies filogenéticas independientes (Figura 2).

En este análisis, el supuesto de que los haplotipos muestreados de Triatoma dimidiata pertenecen a una sola especie, tambien es refutado.

2. Delimitación de especie en el género Laupala

En 1999, Shaw analizó los límites de flujo genético entre 4 especies del género Laupala (*Gryllidae*, *Gryllodae*, *Triginodiinae*), distribuidas en cuatro localidades de Hawái (Figura 3a).

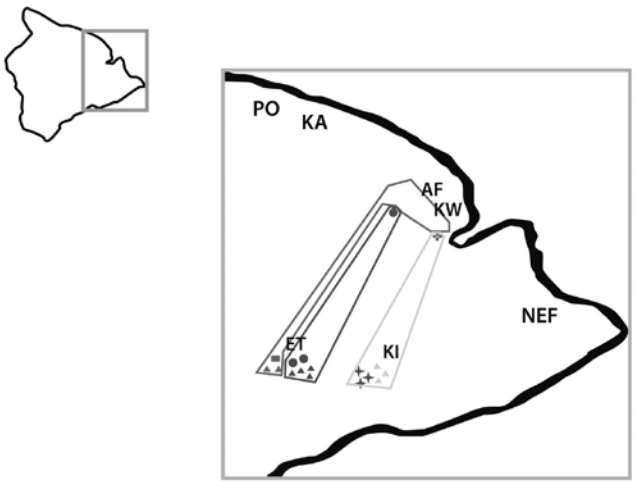


Figura 3.

Delimitación de especie del género Laupala.

Figura 3a.

Distribución de 4 especies taxonómicas del género Laupala en cuatro localidades de la isla de Hawáii (AF= Akaka falls, KW= Kaiwiki, ET= Eukalyptus Toe y KI= Kipuka) consideradas por Shaw, en 1999. Triangulo=Laupala cerasina, Cuadrado=Laupala pruna, Círculo=Laupala nigra y Estrella=Laupala paranigra. Lasdiferentes tonalidades corresponden a los grupos geográficos formados a partir de los haplotipos. La estructura geográfica entre haplotipos es evidente.

Shaw planteó que las 4 pertenecían a diferentes entidades de flujo genético, ya que cada una de las especies tenía diferentes señales acústicas de cortejo, lo que promovía el aislamiento reproductivo entre las especies. La autora evaluó esta hipótesis mediante un análisis de clados anidados (NCA), y halló soporte para su hipótesis; los haplotipos de cada una de las especies estaban asociados a los grupos taxonómicos y a la distribución geográfica (Figura 3b).

En un nuevo análisis se tomaron las mismas 4 especies de Laupala consideradas en el estudio de Shaw, pero teniendo en cuenta tres localidades adicionales en el muestreo para así obtener siete localidades en total (Figura 3c).

Se realizó un análisis filogeográfico según Avise, un análisis de clados anidados

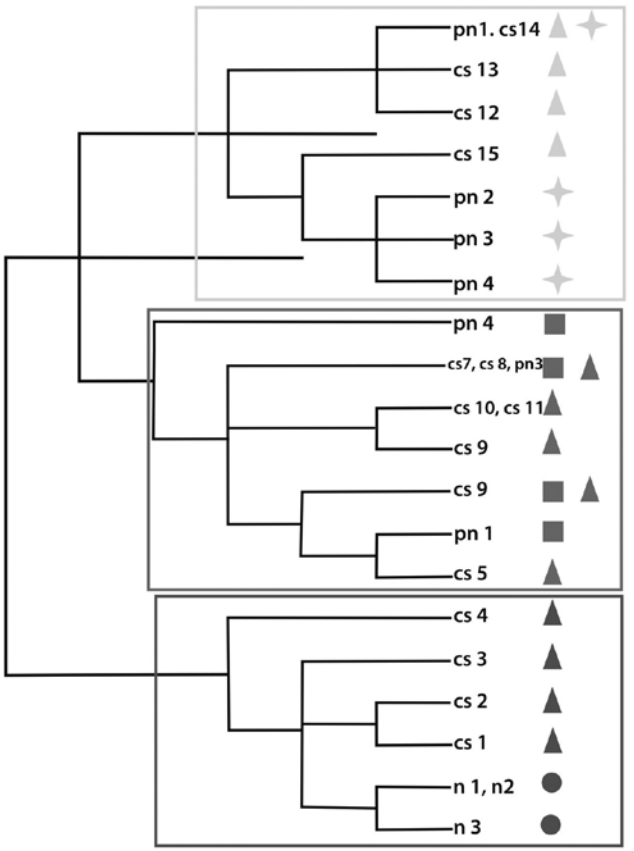


Figura 3b.

Relaciones filogenéticas entre los haplotipos de las especies de Laupala consideradas por Shaw, en 1999. Los grupos geográficos de la Figura 3a corresponden a clados o grupos independientes dentro del árbol. La estructura genética entre haplotipos es evidente.

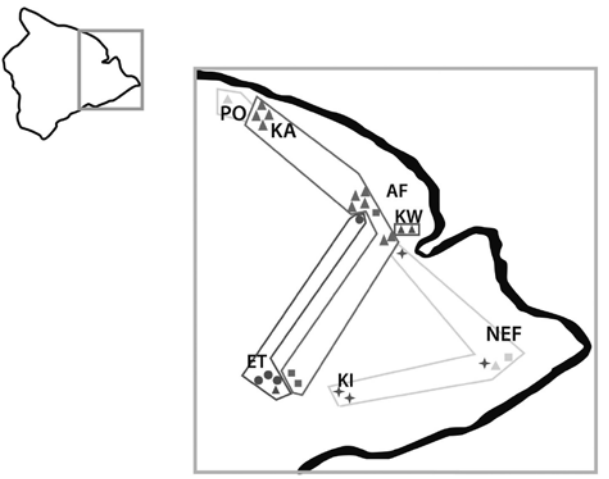


Figura 3c.

Distribución de cuatro especies taxonómicas del género Laupala en siete localidades de la isla de Hawaii (AF= Akaka falls, KW= Kaiwiki, ET= Eukalyptus Toe, KI= Kipuka, NEF= North East Forest, KA= Kalopa y PO= Pololu) consideradas en el segundo análisis. No se observa una estructura geográfica clara entre haplotipos.

(NCA) y, por último, se evalúo la significancia estadística entre los grupos con un análisis de varianza molecular. Contrario a lo observado por Shaw en 1999, aquí no se notó ningún tipo de estructura entre especies, ni límites genéticos entre ellas. Los resultados indicaron una estructura genética discontinua, que por la presencia de intercambio genético forman una sola entidad biológica partir de las cuatro "especies" (Figura 3d).

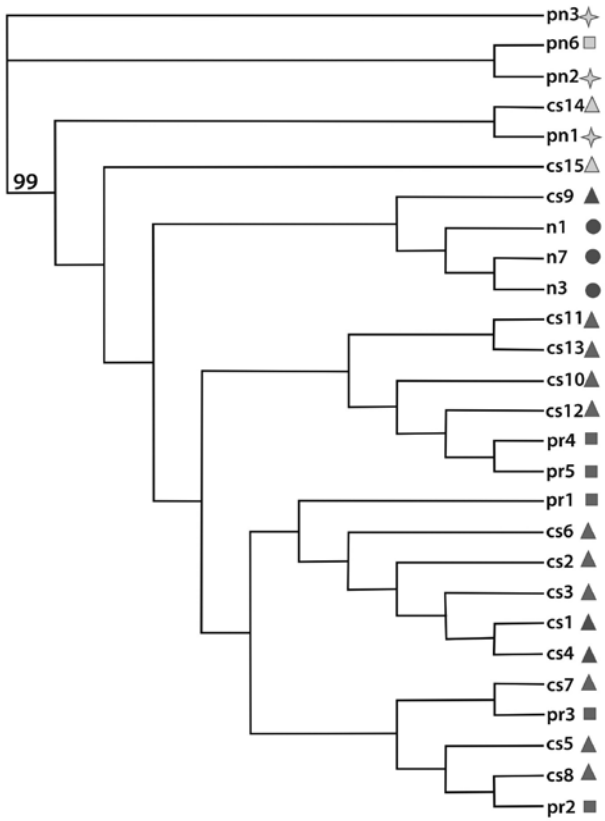


Figura 3d.

Relaciones filogenéticas entre los haplotipos de las especies de Laupala consideradas en el segundo análisis. El valor sobre las ramas corresponde al valor del límite de confianza Bootstrap. A pesar de tener un valor alto no se observa un grupo definido entre los haplotipos, por lo tanto no existen unidades históricas independientes.

Los resultados divergentes entre ambos análisis de Laupala muestran la importancia de una apropiada toma de datos en los análisis de delimitación de especie. En general, el muestreo con un número limitado de poblaciones geográficas tiende a generar una estructura más pronunciada, como en el caso del trabajo de Shaw, contrario a lo que se obtiene con un muestreo más amplio, en los que

puentes de intercambio entre poblaciones son más probables, aumentando la posibilidad de flujo genético.

Discusión

A partir de los dos ejemplos tratados se observa que no se puede esperar la congruencia de resultados entre los distintos métodos, los cuales, a pesar de que comparten el objetivo inicial de determinar especie, tienen distintos supuestos; a la vez, cada método tiene diferentes dificultades, desde problemas conceptuales hasta prácticos. En primer lugar, como se observó con el segundo análisis de los datos de Laupala, todos los métodos dependen de un muestreo apropiado, pues se corre el riesgo de sobreestimar la variación al no tener datos de zonas donde se encuentren formas intermedias a las que se han colectado previamente.

En general, hasta ahora los estudios para delimitar las especies se han basado sobre un único locus, y confiar en un solo gen para delimitar la especie tiene consecuencias problemáticas; incluso distintos marcadores nucleares y mitocondriales pueden mostrar diferencias profundas. La monofilia recíproca propuesta por Avise es difícil de obtener y los estudios empíricos no muestran tal tipo de resultado, de hecho es extraña la monofilia de una especie con respecto a la otra. Esta afirmación es difícil de encontrar en los datos, dados los tiempos de especiación necesarios; los resultados de algunas simulaciones sugieren que muchas especies derivadas recientemente pueden ser evaluadas con precisión por estudios de coalescencia, antes del tiempo requerido para lograr monofilia recíproca.

Aunque existen críticas a la concordancia genealógica para la delimitación de especie, en 1997 Sites y Crandall afirman que la falla en aquella se debe a no considerar los caracteres morfológicos y moleculares, ya que la concordancia usada se ha basado exclusivamente en caracteres moleculares de organelos como ADN mitocondrial o cloroplástico. En ese sentido, muchas especies válidas hubieran podido ser morfológicamente distintas, aun en ausencia de divergencia de algún marcador molecular, mientras que otras hubieran podido ser morfológicamente similares, pero caracterizarse por grandes discontinuidades genéticas. Debido a que se requiere que marcadores independientes de muestras separadas lleguen a un mismo arreglo, como consecuencia del aislamiento a largo plazo, es posible que se pasen por alto barreras intrínsecas de separación reciente de linajes, pues la concordancia todavía no es evidente en algunos marcadores. Se presenta ade-

más la evaluación subjetiva de niveles intermedios de congruencia y divergencia, donde no es claro si la concordancia entre dos caracteres es suficiente para diagnosticar especies.

En el año 2004, Templeton afirma que NCA es un método preciso y válido para la inferencia estadística filogeográfica, pero que existen algunos problemas en los procesos derivados de la clave de inferencia, ya que "estima" procesos que no han ocurrido. En un estudio realizado por Knowles, en el año 2008, se muestra que NCA identifica incorrectamente asociaciones geográficas significativas, lo que lleva a la inferencia de procesos que nunca se produjeron.

Cada método tiene distintos problemas que los hacen inútiles en algunos casos para determinar especies, es imposible obtener especie basados en el concepto filogenético con herramientas diseñadas para evaluar la especie biológica y viceversa; en general, los métodos no son robustos y las violaciones de los principios o supuestos de cada uno de ellos puede llevar a conclusiones erradas; quizás tal y como lo proponen Sites y Crandall, el principio de concordancia permite reconocer diferentes poblaciones dentro de especies, y esta diversidad filogeográfica puede y debe ser reconocida por su propio valor de conservación, valor que está claramente protegido por el Acta de especies en peligro de EUA, al menos en vertebrados.

Caja 1. Análisis filogeográfico según Avise

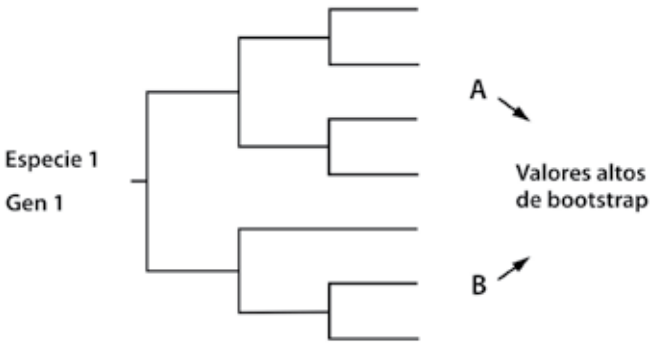
En el análisis filogeográfico existen tres patrones o hipótesis empíricas (Avise y Walker, 1998):

1. Las poblaciones de varias especies muestran una estructura filogeográfica significativa. Esta puede evidenciarse en especies cuyas poblaciones geográficas ocupan diferentes ramas de un árbol filogenético intraespecífico.

2. Las especies con altas tasas de dispersión y que no están subdivididas podrían tener una estructura filogeográfica limitada, determinada por aquellos organismos que ocupan hábitats libres de barreras al flujo génico, y que han tenido episodios de dispersión entre sus poblaciones.

3. Las principales unidades filogeográficas dentro de una especie reflejan barreras históricas para el flujo génico, determinado por grandes barreras biogeográficas que evitan el intercambio genético a largo plazo. Para evaluar esta hipótesis, en el año de 1990, Avise y Ball proponen evidencia adicional en forma de concordancia genealógica, formada por cuatro aspectos:

a. El acuerdo entre caracteres dentro de un mismo gen, se indica por la significancia estadística de grupos dentro de la filogenia de ADN mitocondrial o cloroplástico, por medio del soporte de múltiples caracteres de diagnóstico (por ejemplo, nucleótidos o sitios de restricción), mediante un tipo de soporte filogenético como son los valores de Bootstrap (Figura 1a, Caja 1).



Caja 1. Figura 1.
Concordancia genealógica.

Figura 1a.

Acuerdo entre caracteres dentro de un mismo gen.

b. El acuerdo entre genes, se evidencia por loci independientes (diferentes genes) que producen los mismos grupos de poblaciones geográficas (Figura 1b, Caja 1).

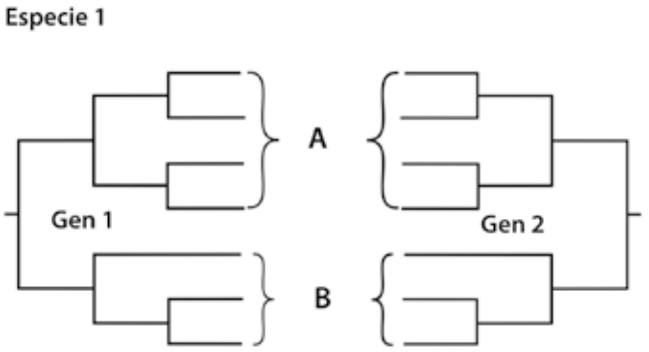


Figura 1b.

Acuerdo entre genes.

c. El acuerdo entre especies hace referencia a especies que comparten elementos históricos que forman una arquitectura filogeográfica intraespecífica similar (Figura 1c, Caja 1).

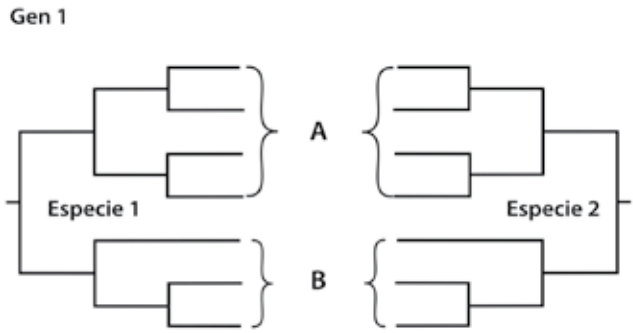


Figura 1c.

Acuerdo entre especies.

d. El acuerdo con otros datos biogeográficos se evidencia cuando un análisis filogeográfico está integrado con información biogeográfica y sistemática independiente, es decir, cuando los grupos filogeográficos son concordantes con evidencia morfológica, barreras geográficas históricas o geológicas de dispersión (Figura 1d, Caja 1).

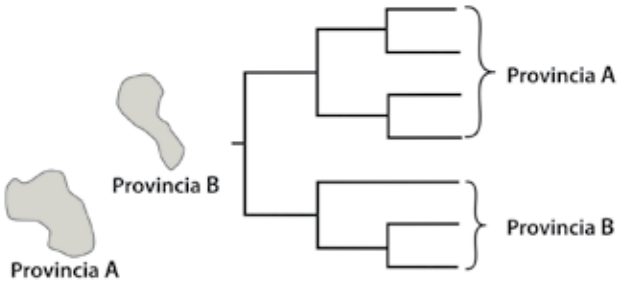


Figura 1d.

Acuerdo con otros datos biogeográficos.

Pasos para un análisis filogeográfico:

Paso 1: agrupar las secuencias de ADN mitocondrial o cloroplástico en haplotipos.

Paso 2: calcular la divergencia entre haplotipos.

Paso 3: realizar una análisis filogenético de los haplotipos de ADN mitocondrial o cloroplástico.

Paso 4: relacionar la filogenia con patrones de distribución geográfica de los haplotipos.

Paso 5: evaluar los resultados filogeográficos por medio de los criterios de concordancia genealógica descritos previamente.

Para ilustrar los anteriores pasos partimos de la figura 2a, Caja 1, donde están determinadas las condiciones iniciales de un análisis filogeográfico (distribución de los haplotipos). Las relaciones filogenéticas de los haplotipos de ADN mitocondrial se ilustran en la figura 2b, Caja 1, donde los valores de Bootstrap, 99 y 100, determinan la significancia de los dos filogrupos de ADN mitocondrial, los cuales, por su fuerte orientación geográfica, constituyen unidades históricas o especies, según Avise.

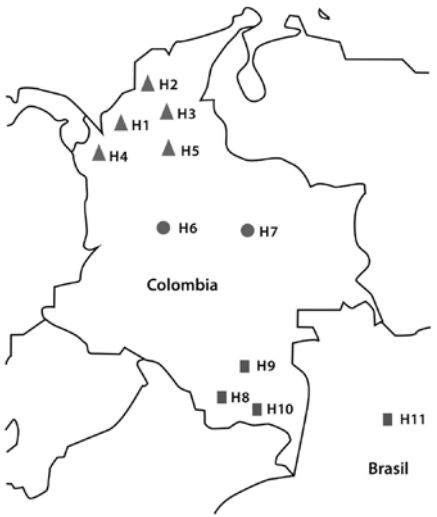


Figura 2a.

Análisis filogeográfico a partir de un ejemplo hipotético

Figura 2a.

Distribución geográfica de los haplotipos. Triangulo=Caribe, Circulo=Andes y Cuadrado=Amazonía.

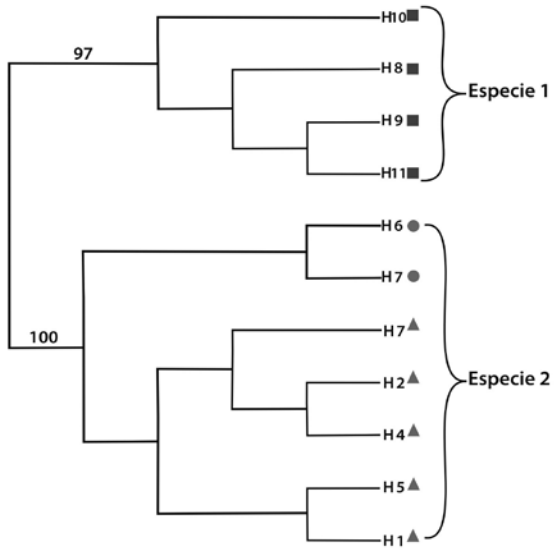


Figura 2b.

Análisis filogenético de los haplotipos ilustrados en la figura 1a. Los números sobre las ramas corresponden a los valores del límite de confianza de Bootstrap. Estos valores soportan la delimitación de dos especies. La especie 1 distribuida en la Amazonía y la especie 2 distribuida en el Caribe y los Andes.

Herramientas de *software*:

Debido a que el análisis filogeográfico consiste en un análisis filogenético con estructura geográfica, el *software* disponible para este tipo de análisis es el utilizado para realizar un análisis filogenético, como TNT (Goloboff et *á*, 2003); luego sus resultados son contrastados con la distribución geográfica. A su vez, esta distribución puede ser analizada con mayor facilidad en programas como Geophylobuilder 1.0 (Kidd y Liu, 2008).

Caja 2. Análisis de clados anidados (NCA por sus siglas en inglés, Nested Clade Analysis)

Para realizar un análisis de clados anidados, Templeton y colaboradores, en el año de 1995, definen los siguientes pasos:
Paso 1: elegir algunos organismos como representantes de ciertos sitios geográficos (Figura 2a, Caja 1, filogeografía según Avise).

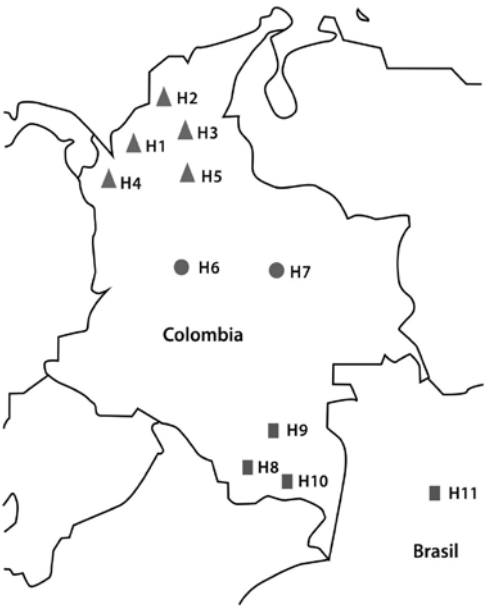


Figura 2a, Caja 1

Distribución geográfica de los haplotipos. Triangulo=Caribe, Circulo=Andes y Cuadrado=Amazonía.

Paso 2: obtener las secuencias de ADN de los organismos y reconocer los haplotipos presentes en las muestras.

Paso 3: construir una red haplotípica para agrupar las secuencias nucleotídicas mediante pasos mutacionales, por medio de parsimonia estadística (Figura 1a, Caja 2).

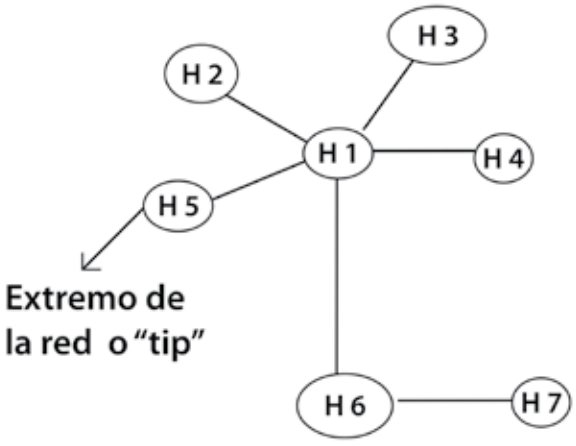


Figura 1a.

Fracción de la red haplotípica generada por parsimonia estadística.

Paso 4: agrupar los haplotipos de la red a partir de sus extremos (tips) e iniciar con el agrupamiento de los haplotipos "paso 1", para esto hay que moverse un paso mutacional hacia el interior de la red hasta que todos los haplotipos sean agrupados (Figura 1b, Caja 2), después se debe continuar el agrupamiento con las mismas normas, pero utilizando los haplotipos "paso 1" como unidad. Así se obtienen los grupos de haplotipos "paso 2" (Figura 1c, Caja 2). Este procedimiento se repite hasta que toda la red se encuentre agrupada en un único nivel superior.

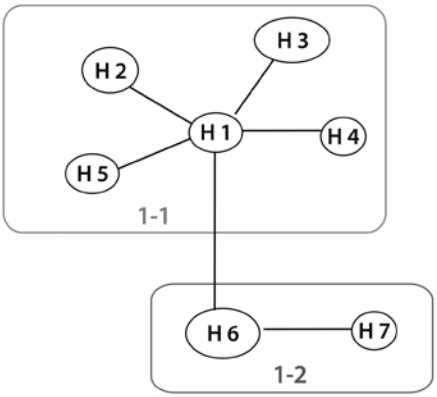


Figura 1b.

Agrupación de los haplotipos "paso 1".

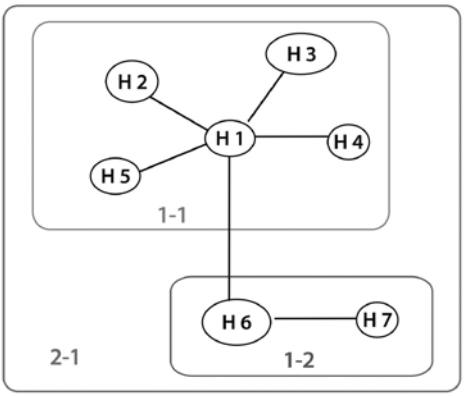


Figura 1c.

Agrupación de los haplotipos "paso 2" (los resultados del anidamiento son denotados por A-N, donde A es el nivel de anidamiento y N el número del clado particular, dado el alineamiento).

Paso 5: evaluar la significancia estadística de la asociación entre clados y geografía. Para esto se compara la hipótesis de asociaciones haplotípicas aleatorias con los datos observados, por medio de una prueba que usa un análisis de permutaciones al azar. En esta se mide el entorno geográfico de un clado particular (Dc), el rango geográfico en relación con sus clados hermanos (Dn) y el contraste de la distancia entre clados internos y externos. Los patrones de asociación son significativos cuando el dato estadístico de contraste es menor al esperado por azar; así se rechazaría la hipótesis nula de distribución al azar y los haplotipos se encontrarían asociados geográficamente.

Paso 6: derivar el tipo de asociación geográfica de los clados a partir de la clave de inferencia dada por Templeton, en el año 2004. Esta clave permite discriminar el papel que han jugado los patrones actuales de flujo génico de los patrones históricos como fragmentación alopátrica y expansión de rango (Figura 2).

Para ilustrar los anteriores pasos partimos de la Figura 1a de la Caja 1, filogeografía según Avise, en donde se muestra la distribución geográfica de 11

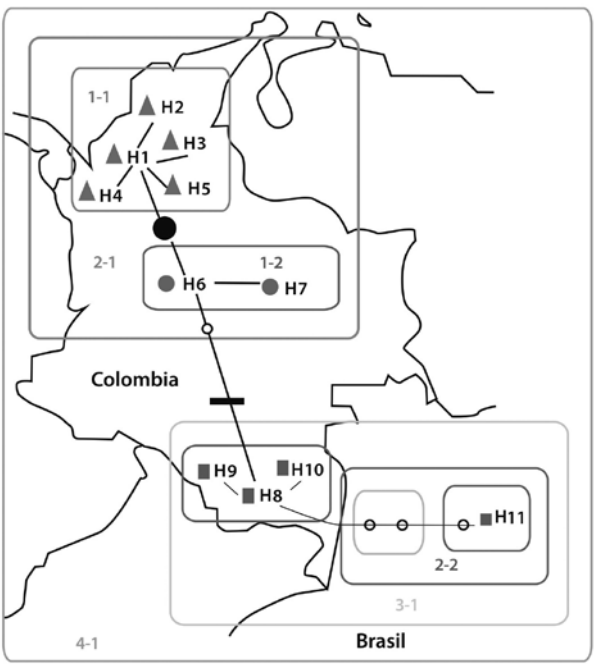


Figura 2.

Red haplotípica agrupada, en donde se encuentran los eventos de asociación entre los clados y la distribución geográfica. El círculo representa el evento de fragmentación alopátrica y la línea un evento de flujo génico entre las poblaciones.

haplotipos en 3 diferentes localidades entre Colombia y Brasil (Caribe, Andes y Amazonia). A partir de esta distribución se construye un red haplotípica (Figura 1a, Caja 2) y se agrupan los haplotipos (Figura 1b y 1c, Caja 2), y así se genera un cladograma anidado, como se describe en el paso 4; la evaluación estadística muestra que todos los clados están asociados geográficamente. Finalmente la clave de inferencia desarrollada por Templeton deduce la existencia de un evento de flujo génico entre los clados 1-2 y 1-1, y un evento de fragmentación alopátrica entre los clados 2-1 y 3-1 (Figura 2, Caja 2). Estos eventos predicen la existencia de dos especies en el análisis (una formada por el clado 2-1 y otra por el clado 3-1).

Herramientas de *Software*:
Existen varios programas para realizar NCA, entre los más destacados se encuentran TCS (Clement et *á.,* 2000), Geodis (Posada et *á*., 2000) y ANECA (Panchal, 2007).

Caja 3. Análisis cladístico de haplotipos (CHA por sus siglas en inglés, Cladistic Haplotype Aggregation)

En 1999, Brower define los siguientes pasos para el análisis cladístico de haplotipos:
Paso 1: repetir los pasos 1, 2 y 3 del análisis de clados anidados presentados en la caja 2.

Paso 2: identificar los grupos haplotípicos en secciones continuas de la red, donde los miembros de una especie se encuentran separados de otras poblaciones por una única rama que representa las transformaciones de carácter derivadas de parsimonia estadística (Figura 1a, Caja 3).

Paso 3: realizar un análisis cladístico comparando los distintos grupos de haplotipos agregados (Figura 1b, Caja 3). Brower afirma que los resultados cladísticos de CHA no involucran necesariamente una filogenia, sino más bien que estas filogenias representan patrones parsimoniosos de agrupación empírica que evalúan la hipótesis específica *a priori* de límites de especie.

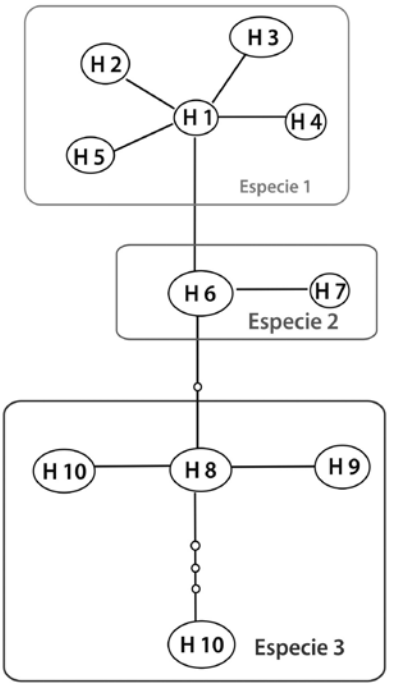


Figura 1a.

Red haplotípica agrupada mediante las reglas de CHA.

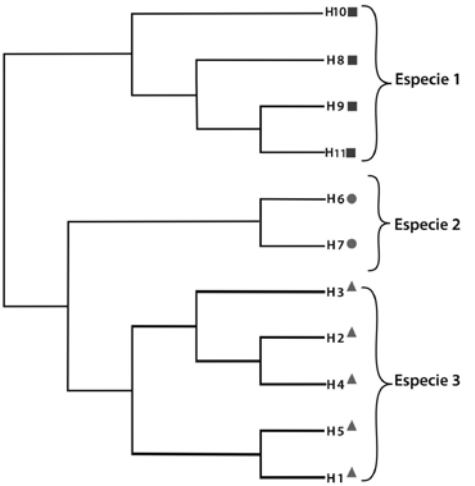


Figura 1b.

Análisis cladístico de la red para comparar los grupos haplotípicos.

Paso 4: Seleccionar los grupos topológicamente distintos dentro de especies filogenéticas separadas, infiriendo un patrón jerárquico de haplotipos.

Para ilustrar los anteriores pasos partimos de la Figura 2, Caja 3, donde se presentan tres redes haplotípicas no enraizadas y agrupadas de diversas formas (los polígonos representan las agrupaciones). En la red 1 la hipótesis general de agrupamiento es aceptada y se delimitan dos especies filogenéticas; en la red 2 también se acepta la hipótesis de agrupamiento y se delimitan tres especies, mientras que en la red 3 la hipótesis de agrupamiento es rechazada, debido a que las agregaciones de haplotipos están conectadas a cada una por dos ramas. En la Figura 1a, Caja 3, se representa el agrupamiento de una red hipotética en tres secciones continuas en diferentes colores (verde, violeta y azul), y al realizar el análisis filogenético, el agrupamiento muestra que los tres grupos son topológicamente distintos y por consiguiente, especies filogenéticas separadas.

No existen herramientas de *software* explícitas para CHA, ya que el análisis se puede realizar con un *software* de agrupamiento estándar con paquetes como TCS (Clement et *á*., 2000) y TNT (Goloboff et *á*., 2003).

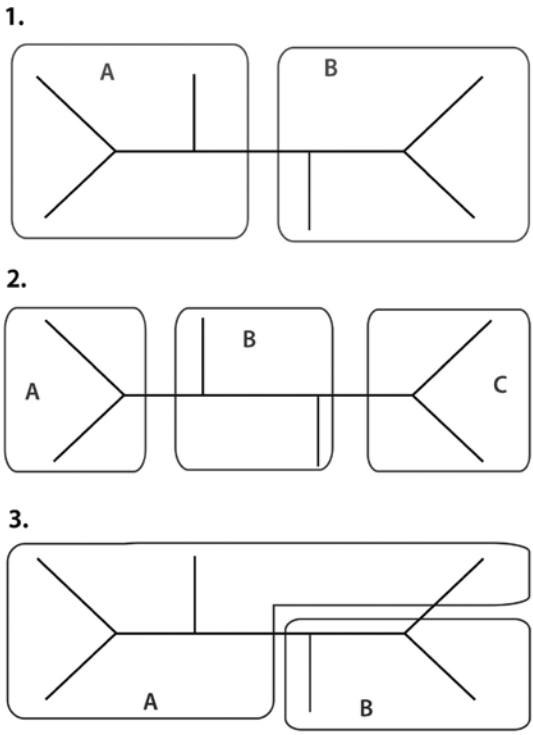


Figura 2.

Representación de tres agrupamientos hipotéticos en una red no enraizada.

Caja 4. Análisis de varianza molecular (AMOVA por sus siglas en inglés, Analysis of Molecular Variance)

El análisis de varianza molecular es descrito por los siguientes pasos:

Paso 1: obtener las secuencias de DNA de los organismos predefinidos como grupos y reconocer los haplotipos presentes en las muestras agrupándolos de una manera jerárquica en poblaciones, que a su vez se disponen en grupos.

Paso 2: calcular la distancia genética entre pares de haplotipos.

Paso 3: calcular los índices de fijación. Estos índices representan el número de mutaciones entre haplotipos como una medida de distancia genética.

Paso 4: evaluar la significancia estadística de cada uno de los índices de fijación para aceptar o rechazar la hipótesis nula de homogeneidad entre componentes de variación. Esta significancia se evalúa por medio de permutaciones, las cuales no necesitan la asunción estadística de distribución normal, común para los análisis de varianza pero inadecuada para datos moleculares.

Grupos	*Especie 1* ↔		*Especie 2*
Poblaciones	*Caribe* ↔	*Andes*	*Amazonía*
Frecuencia de haplotípos (H)	H1= 1 ↕ H2= 2 ↕ H3= 4 ↕ H4= 5 ↕ H5= 3 ↕	H6= 3 ↕ H7= 4 ↕	H8= 5 ↕ H9= 6 ↕ H10= 2 ↕ H4= 5 ↕

Tabla 1.
Estructura jerárquica poblacional de los haplotipos ilustrados en la Caja 1, Figura 2a. La Especie 1 y la Especie 2 corresponden a los grupos predefinidos en el análisis de clados anidados de la Caja 2, Figura 2. La porción oscura y clara ilustran el clado 2-1 y 3-1, respectivamente.
Las flechas indican los componentes de variación entre grupos, poblaciones dentro del grupo y haplotipos dentro de las poblaciones.

Para ilustrar los anteriores pasos partimos de la Figura 2a, Caja 1 (filogeografía). Esta figura muestra la delimitación de dos grupos formados por dos especies predefinidas, tanto en el análisis filogeográfico (Figura 2b, Caja 1), como en el de NCA (Figura 2, Caja 2). En la Tabla 1, Caja 4, se presenta la estructura poblacional (formada por tres sitios geográficos: Caribe, Andes y Amazonía) y las frecuencias de los haplotipos dentro de cada población. En este caso el objetivo de AMOVA es evaluar la significancia estadística de estos dos grupos (Especie 1 y Especie 2), a partir de la variación genética entre ellos. Los índices de fijación que se presentan en la Tabla 2, Caja 4, muestran la variación genética entre cada uno de los componentes, donde el p-valor, grado de significancia (< 0,005 es significativo para rechazar la hipótesis nula, y >0,005 no es significativo, por lo tanto se acepta la hipótesis nula), muestra que todos los componentes de variación son

significativos y que la variación genética encontrada entre grupos (75,39%) es mayor a la hallada entre poblaciones dentro de grupos y haplotipos en las poblaciones. Por lo anterior, y tomando la estructura intraespecífica inferida por NCA y filogeografía, se puede concluir que los grupos Especie 1 y Especie 2 son entidades de intercambio genético independientes, o posibles especies biológicas.

Componentes de varianza	Índices Φ	%Total	P-valor
Entre grupos	Φ_{ct} = 0.246	75.39	<0.000
Entre poblaciones dentro de grupos	Φ_{sc} = 0.044	3.49	<0.000
Dentro de poblaciones	Φ_{st} = 0.211	21.12	0.000

Tabla 2.

Análisis de varianza molecular. El p-valor < 0,005 es significativo para rechazar la hipótesis nula de homogeneidad entre componentes, es decir que hay una diferencia significativa entre la variación genética de los componentes. El número en rojo muestra que el componente con mayor variación es entre grupos, por lo tanto se acepta la hipótesis de discontinuidad genética entre la Especie 1 y la Especie 2.

Existen varios programas de *software* para realizar AMOVA, entre los más destacados se encuentran Arlequin (Excoffier et *á*., 2005) y R con el paquete ADE (Dray y Dufour, 2007)

Sitios en la red para *software*:
Arlequin: http://cmpg.unibe.ch/software/arlequin3
ANeCA: http://www.rubic.rdg.ac.uk/~mahesh/software.html
Geodis: http://darwin.uvigo.es/software/geodis.html
Network: http://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm
Phyml: http://www.atgc-montpellier.fr/phyml/versions.php
R+ade4: http://cran.r-project.org/web/packages/ade4/index.html
TCS: http://darwin.uvigo.es/software/tcs.html
TNT: http://www.zmuc.dk/public/Phylogeny/TNT

Bibliografía

Alexandrino, J.; Arntzen, J. y Ferrand, N. (2002), "Nested Clade Analysis and the Genetic Evidence for Population Expansion in the Phylogeography of the Golden-Striped Salamander, Chioglossa lusitanica (Amphibia: Urodela)", en *Heredity* 88, 66-74.

Amadon, D. (1949), "The Seventy-Five Percent Rule for Subspecies", en *The Condor* 51, 250-258.

Avise & Walker (1998), 'Pleistocene Phylogeographic Effects on Avian Populations and the Speciation Process", en *Proc. R. Soc. Lond. B* 265, 457-463.

Avise, J.; Arnold, J.; Ball, R.; Bermingham, E.; Lamb, T.; Neigel, J.; Reeb, C. y Saunders, N. (1987), "Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics", en *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 489-522.

Avise, J. y Ball, R. (1990), "Principles of Genealogical Concordance in Species Concept and Biological Taxonomy", en *Oxford Surv. Evol.* Biol. 7, 45-67.

Bargues, M.; Klisiowicz, D.; Gonzalez-Candelas, F.; Ramsey, J.; Monroy, C.; Ponce, C.; Salazar-Schettino, P.; Panzera, F.; Abad-Franch, F.; Sousa, O.; Schofield, C.; Dujardin, J.; Guhl, F. y Mas-Coma, S. (2008), "Phylogeography and Genetic *Variation of Triatoma dimidiata*, the Main Chagas Disease Vector in Central America, and Its Position within the Genus *Triatoma*", en *PLoS Negl Trop Dis* 2, 1-19.

Brower, A. (1999), "Delimitation of Phylogenetic Species with DNA Sequence: A criteria of Davis and Nixon's Population Aggregation Analysis", en *Sistematic biology* 48, 199-213.

Cheviron, Z.; Hackett, S.; y Capparella, A., (2005), "Complex Evolutionary History of a Neotropical Lowland Forest Bird (Lepidothrix coronata) and its Implications for Historical Hypotheses of the Origin of Neotropical Avian Diversity", en *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36, 338-357.

Clement, M.; Posada, D. & Crandall, K. (2000), 'TCS: a computer program to estimate gene genealogies', *Molecular Ecology* 9(10), 1657-1660.

Dray, S. y Dufour, A. (2007), 'The Ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists', *Journal of Statistical Software* 22(4), 1-20.
Eaton, M.; Martin, A.; Thorbjarnarson, J. y Amato, G. (2008), 'Species-level Diversification of African Dwarf Crocodiles (Genus Osteolaemus): A Geographic and Phylogenetic Perspective', Molecular Phylogenetics and Evolution.

Excoffier; Laval, L., y Schneider, S. (2005), "Arlequin ver. 3.0: An Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis", *Evolutionary Bioinformatics Online* 1, 47-50.

Excoffier, L.; Smouse, P. y Quattro, J. (1992), "Analysis of Molecular Variance Inferred From Metric Distances Among DNA Haplotypes: Application to Human Mitochondrial DNA Restriction Data", en *Genetics* 131, 479-491.

Goloboff, P.; Farris, S. y K, N. (2003), "TNT: Tree analysis using New Technology. Version 1.0, version Beta Test v. 0.2. Program and Documentation Available at http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/TNT/"

Kidd, D. y Liu, X. (2008), "GEOPHYLOBUILDER 1.0: an ARCGIS Extension for Creating Geophylogenies", en *Molecular Ecology Resources* 8, 88-91.

Knowles, L. L. (2008), "Why Does a Method that Fails Continue to be Used?', en *Evolution* 62-11, 2713-2717.

Panchal, M. (2007), "The Automation of Nested Clade Phylogeographic Analysis", en *bioinformatics* 23, 509-510.

Pons, J.; Barraclough, T.; Gomez-Zurita, J.; Cardoso, A.; Duran, D.; Hazell, S.; Kamoun, S.; Sumlin, W. y Vogler, A., (2006), "Sequence-based Species Delimitation for the DNA Taxonomy of Undescribed Insects", en *Systematic Biology* 55(4), 595-609.

Posada, D.; Crandall, K. y AlanTempleton (2000), "GeoDis: A program for the Cladistic Nested Analysis of the Geographical Distribution of Genetic Haplotypes", en *Molecular Ecology* 9(4), 487-488.

Schmidt-Lebuhn, A.; Seltmann, P. y Kessler, M. (2007), "Consequences of the Pollination System on Genetic Structure and Patterns of Species Distribution in the Andean Genus Polylepis (Rosaceae): a Comparative Study", en *Plant Systematics and Evolution* 266(1/2), 91-103.

Shaw (1999), "A Nested Analysis of Song Groups and Species Boundaries in the Hawaiian Cricket Genus Laupala", en *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11, 332-341.

Sites, J. y Crandall, K. (1997), "Testing Species Boundaries in Biodiversity Studies", en *Conservation Biology* 11, 1289-1297.

Templeton; Routman, E. y Phillips, C., (1995), "Separating Population Structure

from Population History: A Cladistic Analysis of the Geographical Distribution of Mitochondrial DNA Haplotypes in the Tiger Salamander, Ambystoma tigrinurn", en *Genetics* 140, 767-782.

Templeton, A., (2004), "Using haplotype trees for phylogeographic and species inference in fish populations", en *Environmental Biology of Fishes* 69, 7-20.

Templeton, A., (1995), "A Cladistic Analysis of Phenotypic Associations with Haplotypes Inferred from Restriction Endonuclease Mapping or DNA Sequencing. V. Analysis of Case/Control Sampling Designs: Alzheimer's Disease and the Apoprotein E Locus", en *Genetics* 140, 403-409.

Turner, T.; Trexler, J.; Harris, J. y Haynes, J, (2000), "Nested Cladistic Analysis Indicates Population Fragmentation Shapes Genetic Diversity in a Freshwater Mussel", en *Genetics* 154, 777-785.

Venegas-Anaya, M.; Crawford, A.; Escobedo-Galvan, A.; Sanjur, O.; III, L. D. y Bermingham, E. (2008), "Mitochondrial DNA Phylogeography of Caiman crocodilus in Mesoamerica and South America", en *Journal of Experimental Zoology* 309A, 1-14.

Weir, J.; Bermingham, E.; Miller, M.; Klicka, J. y Gonzalez, M. (2008), 'Phylogeography of a Morphologically Diverse Neotropical Montane Species, the Common Bush-Tanager (Chlorospingus ophthalmicus)", *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47(2), 650-664.

Capítulo 3
LA DISTRIBUCIÓN DE LOS SERES VIVOS

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

LA DISTRIBUCIÓN DE LA BIOTA, 400 AÑOS DE HISTORIA DE LA BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA

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

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

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

Antes del descubrimiento del Nuevo Mundo se reconocía que los animales vivían en un lugar determinado, de acuerdo con las condiciones físicas de su entorno. Luego del establecimiento de las primeras colonias en América, algunos naturalistas, al observar detenidamente la morfología de los animales del Nuevo Mundo (que antes habían bautizado con los nombres de sus semejantes que habitaban el Viejo Mundo), notaron que no eran en realidad iguales. Un pionero de estas observaciones fue el padre jesuita Joseph de Acosta, quien destacó en su *Historia Natural y Moral de las Indias*, en 1590, que los animales del Nuevo y del Viejo Mundo pertenecían a "castas" diferentes. Ello provocó en el jesuita una inquietante pregunta: si las plantas y animales fueron creados por Dios al mismo tiempo y en el mismo lugar, ¿por qué tendrían que ser diferentes en ambas costas del Atlántico? Este interrogante era, por demás, angustiante para el padre Acosta, considerando que había otra casta, el hombre, que sí existía en ambos lados del océano. ¿Por qué una especie sí pudo cruzar el mar y las demás no? El jesuita sometió a prueba las posibles explicaciones de este hecho, y tanto sus procedimientos de análisis como sus conclusiones resultaron audaces e increíbles de concebir en su tiempo. Entre otras cosas, se le puede considerar como un científico que predijo la existencia de un corredor entre América y Eurasia, el Estrecho de Bering.

Pasaron casi 200 años para que el gran naturalista y filósofo Luis Leclerc, conde de Buffon, durante la etapa de consolidación de la nomenclatura taxonómica, pudiera hacer un análisis anatómico riguroso de las especies de mamíferos de

los trópicos del Viejo y del Nuevo Mundo, y concluyera que, en efecto, entre ambas áreas no hay una sola especie en común. Buffon explicó estas diferencias como producto de las transformaciones sufridas por las especies durante largas migraciones milenarias, a través de grandes extensiones continentales, de tal forma que cuando sus poblaciones alcanzaban las mismas condiciones físicas desde las cuales partieron, pero en un continente distinto, su morfología ya no era la misma. El redescubrimiento de Buffon se confirmaría también con las investigaciones: en plantas por Alejandro de Humboldt, en reptiles por Georges Cuvier y en insectos por Latreille. Así, desde el último tercio del siglo XVIII y hasta finales del florecimiento del darwinismo, este hecho se hizo popular como la Ley de Buffon: entre los trópicos del Viejo y el Nuevo Mundo no hay una sola especie en común.

En 1820, Augusto de Candolle, al estudiar la distribución geográfica de las plantas con flores, descubrió que había áreas donde dos o más familias y/o géneros de plantas mostraban un solapamiento casi completo en sus distribuciones. De Candolle llamó a estas áreas "regiones botánicas", y a las especies que las conformaban o les daban identidad "aborígenes" o "endémicas". Ambos conceptos, región y endemismo, subsisten hasta nuestros días y son de relevancia para la biogeografía contemporánea. De Candolle reconoció un total de veinte regiones botánicas, que en trabajos posteriores de su hijo se elevó hasta cuarenta. Él encontró que la repartición endémica era común entre las plantas y que eran muy contadas las especies con distribución cosmopolita. Así, con el trabajo de De Candolle, la ley de Buffon adquirió un mayor grado de generalidad y soporte: áreas diferentes contienen, en general, especies diferentes.

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

pasadas —antes que las climáticas— son las que explican los procesos y patrones de distribución, señaló De Candolle adelantándose a su tiempo; no obstante, reconoció a esos dos factores de modo complementario como explicación a las distribuciones de taxa, a los que denominó con las estaciones o factores físicos (hoy conocidos globalmente como ecológicos) y las habitaciones o factores históricos (principalmente geológicos).

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

Phillip Sclater, en 1858, realizó la clasificación del medio terrestre en seis regiones zoogeográficas, con base en la distribución de las aves, que más tarde retomó Alfred Russel Wallace en su *The Geographical Distribution of Animals*, convirtiéndola en el sistema de regiones biogeográficas más popular hasta nuestros días (Figura 1). En su trabajo, Sclater reconoció los mismos hechos que De Candolle y Hooker, y sugirió que un análisis de la distribución geográfica no podía detenerse simplemente en la clasificación y reconocimiento de regiones, había que ir más allá. Se puede reconocer, proponía Sclater, que cuando comparamos a las áreas por los taxa que comparten, siempre hay dos de ellas que se relacionan más entre sí que con cualquier otra. Lo que Sclater propuso era nada menos que el método comparativo en la biogeografía, que se consolidaría solo 100 años después, a partir del trabajo de Willi Hennig, en sus *Fundamentos para una sistemática filogenética.*

Curiosamente, la biogeografía observó un cambio brusco en la línea sugerida por autores como De Candolle, Hooker y Sclater. En 1859, con la aparición de

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

El origen de las especies, y posteriormente con la obra de Wallace, se sentaron las bases de los estudios en biogeografía que predominaron hasta nuestros días, durante más de 100 años. Algunos autores recientes postulan que la historia de esta disciplina puede concebirse como la de la Ley de Buffon y, en consecuencia, pueden reconocerse dos elementos en el estudio de esa historia: a) el desarrollo de la ley, y b) el desarrollo de las explicaciones causales de la ley. En este contexto, el cosmopolitismo (distribución de una especie en la mayoría de los continentes) caracterizaba las excepciones a la ley y se podía recurrir a la dispersión como factor de explicación; sin embargo, las concepciones evolutivas y biogeográficas de Darwin y Wallace los llevaron a plantear que las dispersiones generaban áreas de endemismo, en palabras de Darwin (1859): "*Los grandes hechos de distribución geográfica se explican por la teoría de la migración (generalmente de las formas dominantes de vida) junto con modificación subsecuente y la multiplicación de nuevas formas*" [itálicas nuestras]. El concepto central de la tradición darwiniana en biogeografía fue el de la dispersión sobre una geografía estable en sus principales rasgos; la idea predominante era la dispersión "improbable" sobre una barrera pre-existente, con el subsecuente aislamiento y la posterior diferenciación.

Así, la existencia de las áreas de endemismo fue explicada por la dispersión improbable como el factor causal. Según Darwin, las áreas de endemismo están constituidas por diversos elementos con distintas historias de dispersión;

especies provenientes de lugares y tiempos diferentes. Este fue el mismo esquema biogeográfico adoptado por autores como Darlington en 1957 (Figura 2), Reig en 1962 y Halffter en 1976, entre otros, quienes definieron esos elementos con términos como horofauna, cenocrón y patrón de dispersión, respectivamente. Tanto el esquema como los términos deben conservarse en uso, pues son relevantes *ad hoc* en áreas biótica y geológicamente complejas, esto es, áreas que son producto de numerosas vicisitudes históricas y consideradas como nodos de convergencia tectónica en el sentido de Croizat (Marius, 1964); ejemplo de ellas son el área Indoaustraliana y la Zona de Transición Mexicana.

Wallace, en 1876, retomó el sistema de seis regiones de Sclater sin hacer énfasis en las relaciones taxonómicas entre sus elementos endémicos. Le importó más circunscribir y caracterizar a las regiones, quedándose ahí, sin analizar sus interrelaciones; las consideró como áreas generales que creaban anomalías a la dispersión y que debían explicarse por otras causas. Tales irregularidades podrían considerarse meros artificios metodológicos para buscar la naturalidad de las áreas. Sclater, en cambio, señaló que la similitud biótica entre regiones —basada en la comparación de presencia y ausencia— solo debía ser una guía, y que el problema debía tratarse en términos de mayor relación o afinidad natural, aunque sin señalar el significado de esto. En los últimos tiempos se han hecho muchas críticas de importancia biológica y metodológica (estadística) a los índices binarios y coeficientes de similitud.

La semejanza no expresa automáticamente una interpretación de las relaciones bióticas, tampoco se trata de inventar aparentes soluciones estadísticas a los problemas de relación investigados por la biología comparada.

La clasificación en biogeografía: ¿parecido o parentesco?

Al comienzo de la segunda mitad de este siglo se retomó la discusión acerca de la forma de realizar clasificaciones biogeográficas. El mismo dilema de la sistemática biológica se trasladó a la biogeografía: para reconocer y relacionar áreas biogeográficas, ¿qué vale más, el parecido o el parentesco? La cuestión, desde luego, no era nueva. Sclater, en 1858, consideró que el problema de encontrar las divisiones primarias de la tierra no era con base en el parecido (proximidad fenética) sino en el parentesco (proximidad histórica), que en

términos evolutivos es la historia geográfica de las áreas de endemismo. Sin embargo, la idea de que las áreas de endemismo son reales e interrelacionables históricamente sucumbió ante la creencia darwinista de que la dispersión sigue en un curso determinado por una geografía estable. El retraso de 100 años en el análisis del problema de Sclater se ha calificado como una lamentable desventura en el desarrollo de la biogeografía. Las ideas de Darwin y Wallace condujeron a un siglo de predominio de los conceptos "dispersorios" en la biogeografía; no obstante, deben verse como respuestas necesarias a las ideas de los creacionistas medievales y a los contemporáneos de Darwin y Wallace, que postularon fantásticos puentes terrestres intercontinentales como explicaciones de primer orden en la biogeografía.

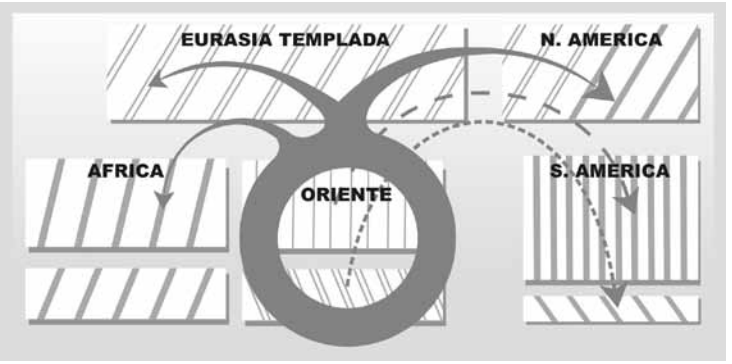


Figura 2.

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

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

de la flora y fauna de dichas áreas.

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

A partir de los años cincuenta, el método panbiogeográfico y la escuela sistemática de la cladística mantenidos por Croizat y Hennig, respectivamente, retomaron la idea de encontrar el patrón de interrelación de las áreas de endémicos. Más tarde se consolidaron tales escuelas y sus fundamentos, debido al debilitamiento de la biogeografía darwinista, a las posibilidades explicativas de las nuevas ideas en biogeografía, y como resultado de la aceptación de la tectónica global, del desarrollo de metodologías de análisis filogenético y del rechazo a las concepciones de centro de origen darwinista y de mecanismos de dispersión aleatorios. En suma, a las concepciones fenéticas y azarosas que pretendían explicar el patrón de interrelación de las áreas de endémicos por medios meramente estadísticos.

La biogeografía histórica de hoy

Los procesos y los patrones de evolución de los taxa y las biotas son de interés fundamental en la biogeografía histórica; el estudio de interrelaciones filogenéticas entre especies y grupos monofiléticos con cierto grado de endemismo es básico para el entendimiento de patrones en biogeografía histórica. De modo esquemático, los taxa son endémicos a sus áreas por una de dos razones: 1) sus antecesores originalmente ocurrieron ahí, no ha habido modificación o expansión de la distribución y sus descendientes sobreviven allí hasta la actualidad, excepto cuando una barrera se genera y fracciona la población ancestral (vicariancia), y 2) sus antecesores se originaron en otro lugar y después sus descendientes migraron a las áreas que actualmente ocupan (dispersión) (Figura 3). En el primer caso la población ancestral se divide en subpoblaciones cuando aparece una barrera que las aísla y provoca su separación; supone cambios tectónicos,

climáticos y extinciones que fragmentan y aíslan a las comunidades originales, con la subsecuente diferenciación de sus especies y biota. En el segundo son los medios de dispersión los que permiten superar las barreras ya existentes, esto es, hay un origen (centro) a partir del cual se dispersan los taxa. Ambos esquemas se han usado para responder, en forma complementaria, a una de las preguntas medulares en la biogeografía contemporánea: si hay un patrón de interrelación entre las áreas de endemismo o regiones naturales, ¿cuáles fueron los procesos que condujeron a ese patrón?

La biogeografía de Darwin y Wallace, o biogeografía dispersionista, continuada por Matthew (1915), Darlington (1957) y Simpson (1965), entre los exponentes principales, funcionó como un paradigma en concordancia con la teoría de la selección natural, fuera en su expresión darwinista o neordawinista. En su momento "superó" a las explicaciones que sostenían los constructores de fantásticos puentes terrestres y a las de los creacionistas múltiples que consideraban que una especie o un taxón mayor podía originarse varias veces en lugares distintos y disyuntos (politopismo). Las críticas a la biogeografía darwiniana y el desarrollo de novedosos ideas teóricas en la biología comparada condujeron a nuevos programas de investigación en la biogeografía histórica contemporánea (Funk y Brooks, 1990).

Hay cuando menos tres escuelas alternativas que surgieron en las últimas décadas: la biogeografía filogenética-hennigiana, la biogeografía de la vicariancia y la panbiogeografía; tienen distintos enfoques, métodos y técnicas para estudiar la

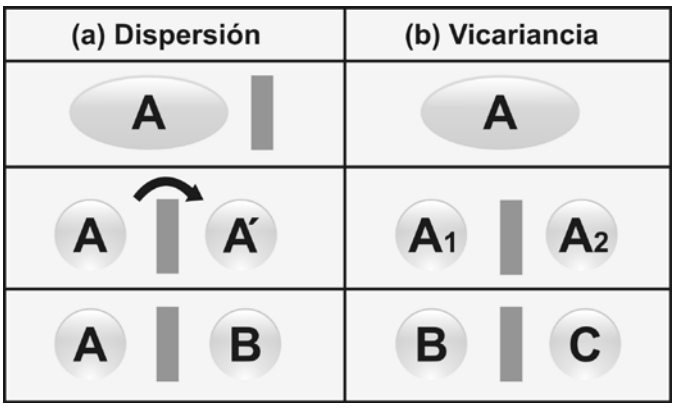


Figura 3.

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

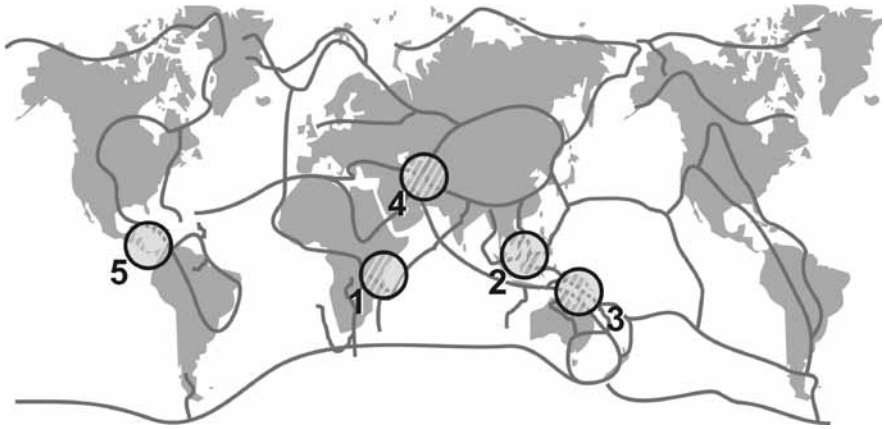


Figura 4.
Mapa de trazos generalizados de Croizat.

interrelación de áreas endémicas y el problema de la jerarquía de taxa vicariantes que ocurren en las áreas de endemismo. En las tres se expresan las relaciones entre las áreas por líneas que se grafican en mapas, y ninguna tomó los modelos e hipótesis geológicos como pruebas irrefutables que definieran las relaciones de las biotas, sino más bien buscaron congruencia entre ambas proposiciones de relación entre las áreas; hipótesis biogeográficas e hipótesis geológicas. Aunque algunos pensaron en el principio metodológico de la iluminación recíproca entre geología y biología históricas, otros —principalmente los panbiogeográficos y los vicariancistas— han postulado la posibilidad de predecir acontecimientos y patrones geológicos a partir de hipótesis de relación biológica, y señalado que la gens y sus biotas evolucionan juntas.

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

Las tres escuelas citadas han sido confundidas por varios autores, pues en un principio hubo intentos de fusión teórica y conceptos que más bien prosperaron

en separaciones más tajantes (Croizat *et ál.*, 1974); actualmente, cada escuela sigue principios, conceptos y métodos distintos, los cuales son abordados en el siguiente capítulo por J. J. Morrone y J. V. Crisci. No obstante, se ha propuesto que las escuelas vicariancista y panbiogeográfica (neozelandesa) no son excluyentes sino complementarias.

Bibliografía

Croizat, L., Nelson, G. y Rosen, D. (1974), "Centers of Origin and Related Concepts", en *Syst Zool*, 23, pp. 265-287.

Darwin, C. (1859), *El origen de las especies* (versión en español de Ed. Porrúa, México, 1989).

Espinosa, D. y Llorente, J. (1993), *Fundamentos de biogeografías filogenéticas,* Coord. Servicios Editoriales Fac. Ciencias, Museo de Zoología, UNAM, México.

Funk, V. y Brooks, D. (1990), *Sistemática filogenética como base de la biología comparativa*. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C., pp 45.

Hennig, W. (1968), *Elementos de una sistemática filogenética*, Editorial Universitaria de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Humphries, C. y Parenti, L. (1989), *Cladistic Biogeography,* Oxford Monographs on Biogeography 2. 2a. Edición, Oxford University Press, Oxford.

Marius, L. (1964) *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. Published by the author, Caracas, pp. 881

Morrone, J. y Crisci, J. (1990), "Panbiogeografía: fundamentos y métodos", en *Evol Biol*, 4, pp. 119-140.

Myers, A. A. y Giller, P. (eds.), (1988), *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distribution*. Chapman & Hall, London.

Nelson, G. (1978), "From Candolle to Croizat: Comments on the History of Biogeography" en *J Hist Biol*, 11, pp. 293-329.

Nelson, G. y Platnick, N. (1981), *Systematics and Biogeography, Cladistics and Vicariance*, Columbia University Press, New York.

Nelson, G. y Platnick, N. (1984), *Biogeography*, Oxford/Carolina Biology Readers Series (Head, J.J., ed.), Carolina Biological Supply Co. Burlington, North Carolina.

Papavero, N. y Balsa, J. (1986), *Introducción Histórica y Epistemológica a la Biologia, con especial referencia en la Biogeografía*. Belo Horizonte, Biótica e Sociedade Brasileira de Zoologia, pp. 168.

Simberloff, D. (1983), "Biogeography: The Unification and Maturation of a Science" en Brush, A. M., Clark, Jr. G. A. (eds.) *Perspectives in Ornythology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 441-455.

Simpson, G. G. (1965), *The Geography of Evolution*. Chilton, Philadelphia.

El Cladismo y la Transformación de las Estrategias Biogeográficas Históricas

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

"Discursos como la economía, la medicina, la gramática, la ciencia de los seres vivos, dan lugar a ciertas organizaciones de conceptos, a ciertos tipos de enunciación, que forman según su grado de coherencia, de rigor y de estabilidad, temas o teorías […] se llamará, convencionalmente, 'estrategias' a estos temas y teorías"
La arqueología del saber (Foucault, 1969).

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

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

Existen cinco estrategias (en el sentido de Foucault) para reconstruir la historia de la distribución de los seres vivos: el dispersalismo, la biogeografía filogenética, la panbiogeografía, la biogeografía cladística y el análisis de simplicidad de

endemismos. Su visión, individual o en conjunto, admite diversas lecturas. Una de ellas, quizá poco explorada, consiste en analizar la influencia que ha tenido el cladismo en el desarrollo teórico y práctico de estas estrategias.

La estrategia dispersalista

La estrategia biogeográfica más antigua es la dispersalista, cuyas primeras explicaciones se hallan ya contenidas en los mitos bíblicos. El dispersalismo ha sido el paradigma dominante hasta la primera mitad del siglo XX, con las fundamentales contribuciones de un grupo de autores norteamericanos, entre los que se cuentan Darlington, Simpson, Mattew y Mayr. A partir de la década de los años sesenta, entró en competencia con la panbiogeografía y la biogeografía cladística, y actualmente es considerado como un programa de investigación en regresión.

De acuerdo con el dispersalismo, el mecanismo básico a través del cual los seres vivos alcanzan su distribución geográfica es la dispersión activa a partir de centros de origen. La identificación del centro de origen de un taxón constituye el punto de partida de todo análisis dispersalista, una vez hecho esto, los autores

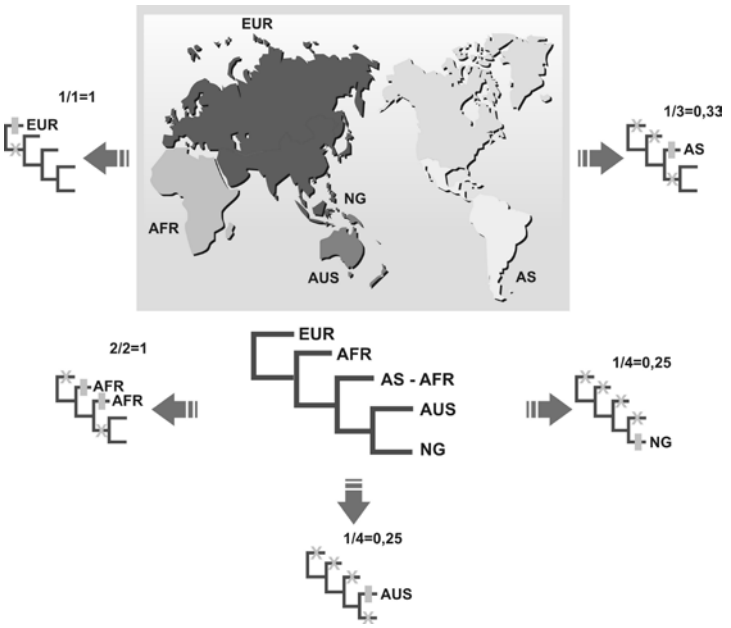


Figura 1.

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

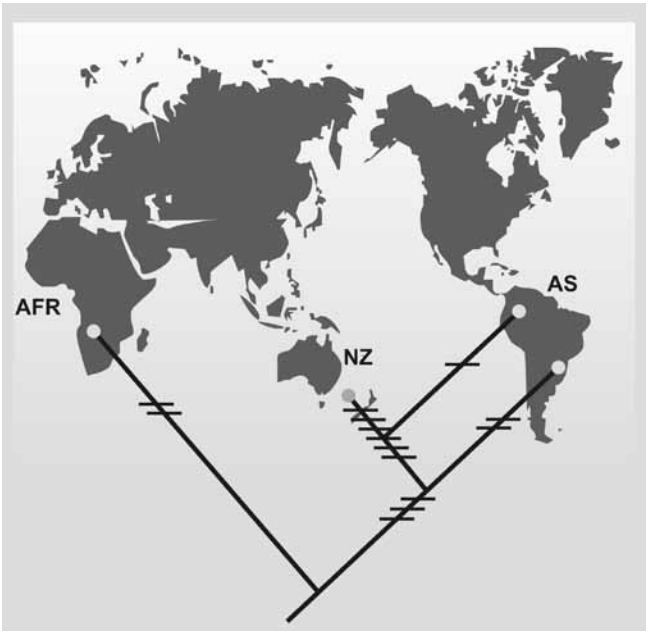


Figura 2.
Estrategia filogenética. Cladograma y mapa de distribución de un taxón hipotético.

dispersalistas reconstruyen la historia biogeográfica del taxón, postulando rutas de dispersión, corredores bióticos, barreras y centros de evolución.

La estrategia dispersalista no tuvo inicialmente relación alguna con el cladismo. En 1992, el botánico sueco Kare Bremer propuso una formalización de la misma que permite, si se parte de la hipótesis de que la distribución de un taxón se ha debido a dispersión, emplear el cladograma del mismo para estimar sus áreas ancestrales. Para ello comenzamos por reemplazar los taxa terminales del cladograma por las zonas ocupadas por los mismos. Luego representamos el origen de cada área en el cladograma, considerando que todas las presencias se deben a ganancias y todas las ausencias a pérdidas, y determinamos para cada territorio el cociente entre las ganancias y las pérdidas. Así podremos identificar las áreas ancestrales del taxón estudiado, dado que cuanto mayor sea el valor del cociente obtenido, mayor será la posibilidad de que esta sea un área ancestral.

En la Figura 1 tenemos representado un grupo monofilético con cinco taxa terminales, distribuidos en Eusaria (EUR), África (AFR), América del Sur (AS), Nueva Guinea (NG) y Australia (AUS). Si analizamos las distintas zonas, vemos que el cociente entre ganancias y pérdidas para Eurasia y África es de 1, para

América del Sur es de 0,33, y para Nueva Guinea y Australia es de 0,25. Podríamos afirmar entonces que el área ancestral del grupo se hallaría muy posiblemente en Eurasia o África; la probabilidad de serlo de América del Sur es menor, y la de Nueva Guinea y Australia, mínima.

La biogeografía de Hennig y Brundin

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

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

La panbiogeografía de Croizat

En forma paralela a la biogeografía filogenética, se desarrolló la estrategia panbiogeográfica, formulada por el botánico italiano Léon Croizat, en 1958. Esta hace énfasis en descubrir los patrones de distribución comunes a diferentes taxa animales y vegetales, en lugar de buscar los centros de origen de taxa

particulares. Entre sus principales seguidores se cuenta un grupo de biólogos neozelandeses, como Craw, Heads y Henderson.

La panbiogeografía se basa en el principio de la vicariancia, suponiendo que las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas, lo cual se resumen en la frase "tierra y vida evolucionan juntas". Básicamente, el método panbiogeográfico consiste en marcar en un mapa las localidades donde se distribuye un taxón determinado, conectando los puntos marcados mediante la línea de menor distancia, denominada trazo individual. En los sitios donde se superponen varios trazos individuales se delinea un trazo generalizado, el cual indica una

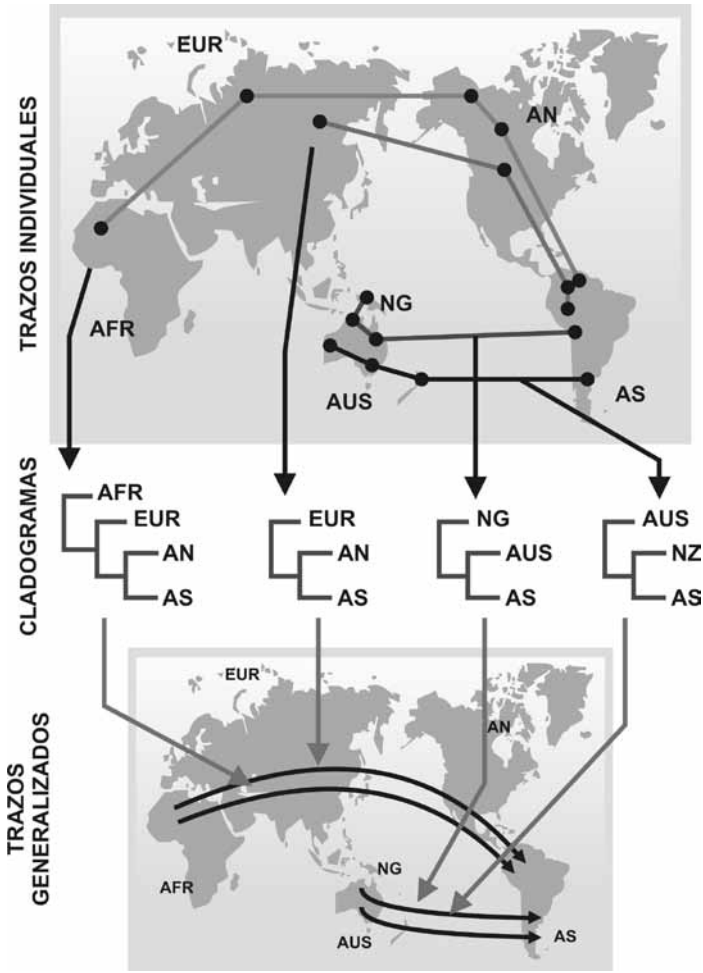


Figura 3.

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

biota ancestral ampliamente distribuida en el pasado y fragmentada por eventos físicos (= homología geográfica). Si dos o más trazos generalizados convergen en una misma área, esta se identifica como un nodo, es decir, una zona compleja, donde se encuentran distintos mundos geológicos o bióticos.

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

La estrategia cladística

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

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

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

2. Áreas ausentes: cuando en un cladogramas de áreas falta una de las zonas que se halla presente en los demás (América del Sur en el cladograma de la Figura 4B).

3. Distribuciones redundantes: cuando una misma área es habitada por más de un taxón terminal del cladograma (Australia en el cladograma de la Figura 4C)
El análisis de los componentes de Nelson y Platnick es uno de los métodos propuestos para resolver estos problemas. Básicamente permite analizar los cladogramas particulares de áreas y obtener conjuntos de cladogramas de zonas resueltas. A partir de la intersección de dichos conjuntos se obtiene el cladograma general de áreas (Figura 4)

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

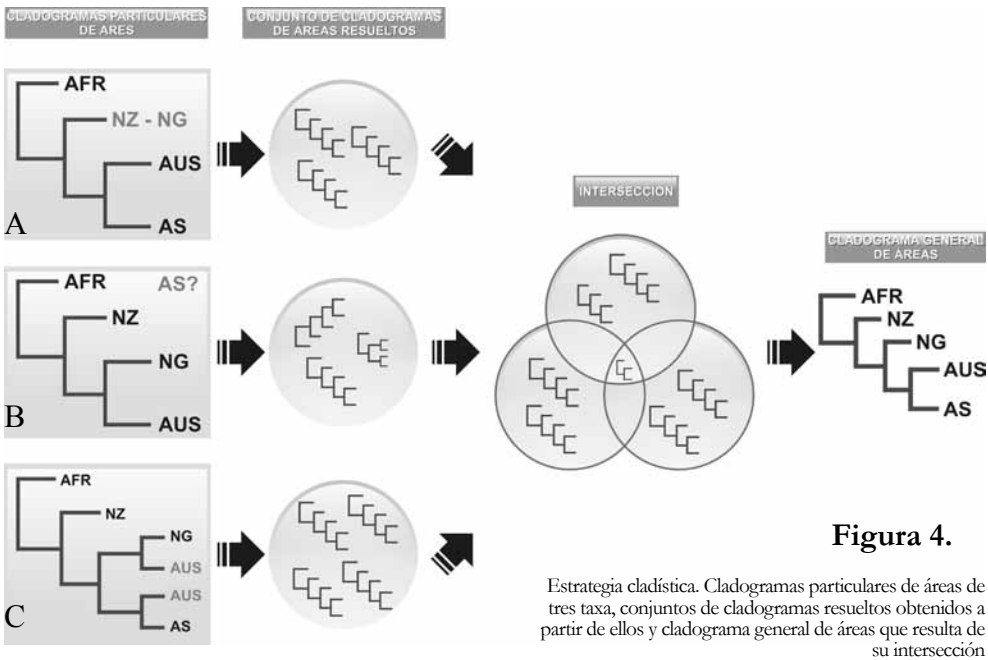


Figura 4.

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

El análisis de simplicidad de endemismos

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

Se parte de una matriz de localidades por taxa, donde un 1 corresponderá a la presencia del taxón, y un 0 a su ausencia, en la cual también se incluye un área hipotética codificada con ceros para determinar la raíz del cladograma. Se aplica luego a esta matriz un algoritmo de simplicidad para obtener un cladograma de áreas. En la Figura 5 se presenta un ejemplo hipotético simple, donde seis especies se hallan distribuidas en cuatro zonas de América del Sur. Sobre la base de la información proporcionada por dichas especies, construimos una matriz de taxa por áreas, a partir de la cual obtenemos un cladograma que indica la secuencia de áreas (A, (B, (C, D))).

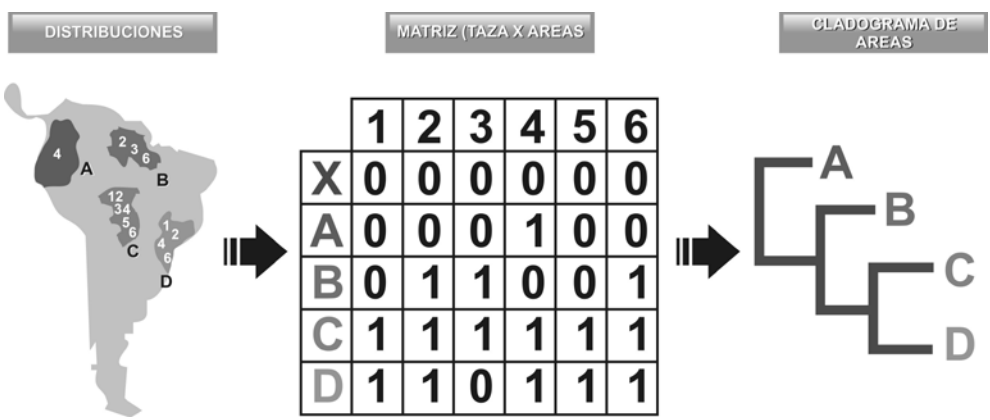


Figura 5.

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

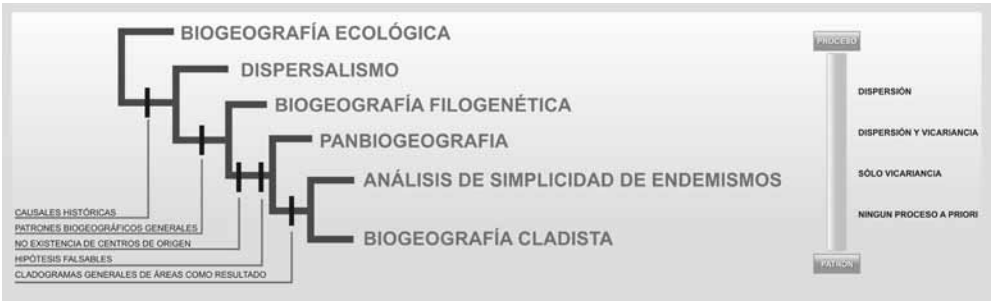


Figura 6.
Cladograma de las estrategias biogeográficas históricas.

La transformación de la biogeografía histórica

Ya que este trabajo fue planteado desde una perspectiva cladística, desearíamos concluirlo con un cladograma de las estrategias biogeográficas históricas (Figura 6). De acuerdo con este cladograma la secuencia de las estrategias es: (dispersalismo, biogeografía filogenética, (panbiogeografía, (análisis de simplicidad de endemismos, biogeografía cladística))). Esta secuencia muestra un progresivo incremento en el análisis de patrones, ya que a partir de narraciones dispersalistas, con fuerte carga de procesos (centros de origen, dispersión), pasamos a la panbiogeografía que solo contempla la vicariancia, para finalmente llegar a la biogeografía cladística, en que el análisis no considera procesos *a priori*.

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

La panbiogeografía y la biogeografía cladística son quizá las dos estrategias que han concitado mayor atención. En la década pasada se debatió intensamente sobre el valor relativo de ambas. Nosotros creemos que, a pesar de sus diferencias,

es posible integrarlas como parte de un mismo análisis, donde la estrategia panbiogeográfica permite determinar homologías geográficas entre las áreas, y la estrategia cladística, determinar luego su secuencia de separación.

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

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

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

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

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

Bibliografía

Bremer, K. (1992), "Ancestral Areas: A Cladistic Reinterpretation of the Center of Origin", en *Syst Zool*, 41, pp. 436-445.

Craw, R. (1988), "Continuing the Synthesis between Panbiogeography, Phylogenetic Systematics and Geology as Illustrated by Empirical Studies on the Biogeography of New Zealand and the Chatham Islands", en *Syst Zool*, 37, pp. 291-310.

Crisci, J. y Morrone, J. (1992), "Panbiogeografía y biogeografía cladística: Paradigmas actuales de la biogeografía histórica", en *Ciencias (México)*, No. Especial 6, pp. 87-97.

Espinosa, D. y Llorente, J. (1993), *Fundamentos de biogeografías Filogenéticas*. Museo de Zoología. Facultad de Ciencias (UNAM) y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), México.

Forey, P., Humphries, C., Kitching, I., Scotland, R., Siebert, D. y Williams, D. (1992), *Cladistics: A Practical Course in Systematics*, Clarendon Press, Oxford Science Publications. The Systematics Association Publication 10, Oxford.

Humphries, C. y Parenti, L. (1986), *Cladistic Biogeography*, Oxford University Press, Oxford.

Ladiges, P., Humphries, C. y Martinelli, L. (eds.) (1991), "Austral biogeography", en *Austr Syst Bot*, 4, pp. 1-227.

Morrone, J. y Crisci, J. (1990), "Panbiogeografía: Fundamentos y métodos", en *Evol Biol* (Colombia), 4, pp. 114-119.

Myers, A. y Giller, P. (eds.) (1988), *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. Chapman and Hall, London and New York.

Nelson, G. y Platnick, N. (1981), *Systematics and Biogeography: Cladoistics and Vicariante*, Columbia University Press, New York.