

3ra Parte

BIOLOGÍA EVOLUTIVA





EVOLUTIVA Y EVOLUCIÓN.

La biología evolutiva es una de las ciencias biológicas que estudian la evolución, o sea, el desarrollo y la transformación de los organismos vivos no como individuos, sino como un conjunto de organismos aislados reproductivamente, denominado especie. La evolución como fenómeno, en general, está relacionado con el principio del materialismo dialéctico que plantea que el mundo todo se halla en continuo movimiento y transformación, es decir, en continua evolución.

La evolución orgánica puede definirse como las series de transformaciones parciales o completas e irreversibles de la composición genética de las poblaciones, en correspondencia con cambios ambientales específicos.

Esto puede ocurrir por el paso a un nuevo ambiente, por ajuste a cambios ambientales dentro del hábitat de la población, o por el surgimiento de una nueva forma de explotar un recurso natural (nicho ecológico).

CARACTERÍSTICAS DE LA VIDA.

La vida se caracteriza por ser un fenómeno relacionado con determinadas moléculas orgánicas, los ácidos nucleicos y las proteínas.

La actividad fundamental de la vida es la autopropagación, por la cual un organismo vivo es capaz de sostenerse por sí mismo mediante un intercambio dinámico con el ambiente. De esta propiedad esencial de la vida se derivan otras. El problema de que está vivo y qué no lo está, es complejo, pues aunque el intercambio dinámico es una propiedad esencial de la vida, no es la única.

La organización es otra propiedad de la vida. En todos los organismos existe un alto grado de organización de sus componentes. Esto es imposible apreciarlo, incluso, a partir de los coacervados que poseen ya una organización incipiente y un intercambio dinámico con el medio.

Existen otras muchas propiedades de los seres vivos como el crecimiento, la irritabilidad, la reproducción, la variación y la herencia. No obstante, determinadas formas de vida, como por ejemplo los virus, carecen de algunas de estas propiedades. De aquí viene la discusión de si realmente estas formas son seres vivientes, ya que también poseen propiedades de cuerpos inanimados.

Ciertas propiedades de la vida como la evolución, la herencia y la variación, nos interesan especialmente para nuestro estudio: la evolución, como la propiedad de transformarse, de desarrollarse, de hacerse más compleja; la herencia, como la posibilidad de transmitir características a los descendientes; y la variación, como la capacidad de alterar esas características que han de ser transmitidas a los descendientes. Mediante la reproducción se realizan las tres propiedades anteriormente mencionadas. Se puede entonces definir la vida como un sistema complejo de sustancias proteicas y nucleicas, como alto grado de organización estructural y funcional, capaz de metabolizar a través de cadenas integradas y autoestablecidas de reacciones físico – químicas, por lo cual puede crecer y reproducirse.

El proceso evolutivo, sin proponérselo, conduce a los seres vivos a su diversidad, complejificación, adaptación e independencia relativa del ambiente. Una propiedad a destacar de la vida en su diversidad, es decir, la multitud infinita de formas que hay en la naturaleza.

La adecuación de los organismos al ambiente, o sea, la adaptación, es otra propiedad característica de todo lo viviente. En cuanto a su complejificación e independencia relativa del ambiente, estas son propiedades que se ven muy bien en el registro fósil a lo largo de las eras geológicas.

Todas estas propiedades de los organismos deben ser explicadas por una teoría evolutiva coherente y lógica. Fue esto precisamente lo que se propusieron los antecesores de Darwin, el mismo y con posterioridad los que elaboraron la teoría sintética de la evolución.

TEORÍAS EVOLUTIVAS.

A diferencia de las teorías que le precedieron y que trataban de explicar el mecanismo evolutivo mediante el análisis de un solo factor, con la teoría sintética de la evolución se estudia el mecanismo evolutivo considerando varios factores en mutua interacción y dependencia; precisamente estos factores evolutivos, son algunos de los postulados de las viejas teorías. Limitadas por el conocimiento de la época, con esas teorías, más que experimentar, se especulaba sobre los posibles mecanismos evolutivos que dieron lugar a la infinidad de seres vivos que hoy pueblan nuestra Tierra.

Unas de las primeras teorías evolutivas del siglo pasado fue la naturalista francés **Jean Baptiste Lamarck** (1744 – 1829), quien en su obra *Philosophie Zoologique* (1809) plantea ya un posible mecanismo de evolución para todos los seres vivos, incluyendo al hombre. En esencia, Lamarck trató de explicar el mecanismo evolutivo teniendo en cuenta un factor principal y otro secundario: “el sentimiento interno” y “la herencia de los caracteres adquiridos” respectivamente.

Según Lamarck la tendencia a la perfección y al incremento de la complejidad párale organismo, innato en todos los organismos, se debía a un “sentimiento interno”. Esta tendencia llevaba a los organismos a nuevos ambientes y, por ende, a nuevas necesidades que debían satisfacer nuevas estructuras orgánicas.

En esta teoría se exponía que el ambiente era de fundamental importancia para el organismo y que, por lo tanto, no se concebía un organismo desligado de él. Además, Lamarck planteaba que el organismo estaba en continuo cambio y que los organismos respondían a estos cambios adaptándose al

ambiente, es decir, creando nuevas estructuras orgánicas. Consideraba también que todos los seres vivos producían descendientes iguales a ellos mismos y de ello dedujo que los padres modificados por el ambiente, originaban descendientes que mostraban las mismas modificaciones; esta es la llamada herencia de los caracteres adquiridos. De esta forma, los organismos se transformaban evolucionaban, impulsados por su “sentimiento interno” y gracias a la “herencia de los caracteres adquiridos” por influencia directa del ambiente.

De la teoría de Lamarck, se tomó muy poco para la teoría sintética moderna de la evolución. El factor principal de su teoría, el “sentimiento interno”, escapaba a todo análisis científico y fue rechazado inmediatamente por sus contemporáneos y por los evolucionistas que el siguieron.

El otro factor de la teoría de Lamarck, “la herencia de los caracteres adquiridos”, se demostró con posterioridad que era cierto en parte. Las observaciones sobre el efecto del ambiente en los organismos y la semejanza de los padres y sus descendientes, son hechos biológicos plenamente demostrados en la actualidad; pero la educación de que los cambios inducidos directamente se heredaban, no resistió la experimentación científica. Es interesante señalar que la idea de la herencia de los caracteres adquiridos que hoy conocemos como lamarckismo, realmente no fue una idea elaborada por Lamarck, sino que este la tomó de otras ideas viejas evolucionistas.

Es posible que en organismos muy simples este fenómeno se dé, pero su contribución a los cambios evolutivos aún no se ha demostrado.

Así, de la teoría Lamarck, los evolucionistas modernos solamente tomaron las ideas acerca de la influencia e importancia que tiene el ambiente sobre los organismos debido al cual se produce las adaptaciones.

Otra teoría que contribuyó al pensamiento evolucionista moderno fue la de **Darwin**, expuesta en su libro *El origen de las especies* (1859). Esta teoría se basa en cuatro premisas y tres deducciones:

1- Los organismos producen un número mayor de células reproductoras que las que dan lugar realmente a individuos maduros sexualmente.

2- El número de individuos de una especie permanece más o menos constante, ya que los recursos ambientales son limitados.

De lo anterior se deduce que debe haber un grado alto de mortalidad entre los individuos de una especie, al competir por los recursos del ambiente.

3- Los individuos de una especie no son todos idénticos, sino que presentan variaciones fortuitas en todos los caracteres.

De lo anterior se deduce que todas las variaciones tendrán más éxitos y otros menos en la competencia por sobrevivir, y que los padres de otras generaciones serán seleccionados naturalmente entre miembros de la especie que tengan variaciones que los adapten a las condiciones de su ambiente.

4- La herencia asegura el parecido entre padres y descendientes.

De lo anterior se deduce que las sucesivas generaciones mantendrán y mejorarán el grado de adaptación conseguido por sus padres a través de cambios graduales.

Darwin elabora toda esta teoría a partir del gran material biológico que acumuló durante su viaje alrededor del mundo, del estudio de materiales fósiles, de la experiencia de la cría de animales domésticos y plantas cultivadas, y de muchas observaciones personales como naturalista.

Hoy sabemos que esta teoría es cierta en esencia, pero en la época que fue formulada necesitaba más datos y más experimentación. La historia que resta, desde la publicación del Origen de las especies hasta nuestros días, puede dividirse en tres períodos: el romántico (1860 – 1903), el de reacción (1903 – 1930) y el de las síntesis (1930 en adelante), que es que estamos analizando. Y es precisamente este último período el que surge como una consecuencia lógica de los dos anteriores, durante los cuales, las premisas de la teoría de Darwin se ponen a prueba en el campo de la lucha de las ideas científicas.

El período romántico se caracterizó por un entusiasmo acrítico a favor de los planteamientos de Darwin. No se daba importancia a las pruebas negativas en contra de esa teoría y a veces se llegaba a interpretaciones extremadamente absurdas, para hacer concordar los hechos con la teoría. Los estudios evolutivos durante este período fueron principalmente anatómicos y sistemáticos, pero los experimentos que hubieran posibilitado la comprobación de los diferentes planteamientos no eran frecuentes, si es que se hacían.

Durante el período romántico fueron eminentes científicos como el biólogo Thomas Huxley (1825- 1895), el fisiólogo inglés Herbert Spencer (1820 – 1903), el fisiólogo y naturalista inglés George Romanes (1848 – 1894), el botánico americano Asa Grey (1810 – 1888), el naturalista y biólogo alemán Ernst Haeckel (1834 -1919) y el alemán August Weismann (1834 – 1914). Este último muy en especial, abordó el tema de la herencia, punto débil de la teoría de Darwin, ya que dicho autor tuvo que admitir al herencia de los caracteres adquiridos para poder explicar la transmisión de padres a hijos de aquellas variaciones beneficiosas seleccionadas naturalmente, Weisman, en sus hoy clásicos experimentos con ratones, puso en tela de juicio la herencia de los caracteres adquiridos.

El período de reacción que siguió al romántico, la teoría de Darwin entró en crisis. Esto se debió fundamentalmente al redescubrimiento de las leyes del naturalista Gregor Mendel (1822 – 1884). Además, influyeron los trabajos del antropólogo inglés Francis Galton (1822 – 1911) y del matemático inglés Kart Pearson (1857 – 1936), sobre los caracteres cuantitativos o de variación continua, los cuales sentaron las bases de las nuevas ciencias estadística y biométrica.

Las leyes de Mendel sobre la herencia de caracteres cualitativos o de variación discontinua fueron redescubiertas en 1903. Desde entonces la ciencia genética progresó enormemente y se produjeron descubrimientos que aparentemente contradecían la teoría de Darwin. Uno de ellos fue el fenómeno de la mutación, con el cual, el botánico holandés **Hugo De Vries** (1848 –

1935) elaboró su teoría de las mutaciones, que se convirtió en la tercera teoría evolutiva que se incorporó a la teoría sintética moderna sobre la evolución.

En esencia la teoría de De Vries se plantea que las unidades de la herencia descubiertas por Mendel y llamadas posteriormente genes, se consideraban entidades sumamente estables; por consiguiente, era muy difícil compaginar este hecho con la evolución de los organismos que presentaban caracteres (producidos por esos mismos genes) con un alto grado de variación, necesaria para que operara la selección natural. De Vries, sin embargo, descubrió variaciones de considerable magnitud originadas por cambios súbitos que se comportaban como las estudiadas por Mendel; él llamó a tales cambios mutaciones y postuló que estas podían ocasionar grandes alteraciones en los organismos y transformar una especie en otra. Se pensó entonces que la evolución pudo haber ocurrido por grandes mutaciones y que la selección natural no desempeñaba ningún papel. De Vries tenía razón parte; las mutaciones eran importantes en la evolución, pero no sólo las mutaciones de grandes efectos, si no también aquellas con pequeños efectos sobre los caracteres.

De igual manera que la teoría de De Vries, los estudios biométricos pusieron en crisis la teoría evolucionista. Con estas investigaciones se estudiaron caracteres de variación continua, tales como la talla, el peso, la fertilidad, etc, que son precisamente caracteres importantísimos en la evolución de los organismos. En estos estudios, dichos caracteres cualitativos comportaron como si no obedecieran a ninguna ley hereditaria, por lo que se llegó a admitir que no eran heredables. Si esto era así, entonces no se entendía como llegaban a transmitirse las variaciones beneficiosas de estos caracteres que se perpetuaban por selección natural.

Las observaciones realizadas en este sentido, y muchas otras, crearon gran confusión en la mente de los biólogos durante este período. Para ellos, la evolución era un hecho demostrado por el registro de los fósiles, pero las causas principales que motivaban dicha evolución estaban extremadamente confusas.

El gran avance de los conocimientos genéticos, pudo poner en claro muchos puntos oscuro de la teoría de Darwin, especialmente lo referente a la variación, en lo que respecta a su origen, trasmisión de padres a descendentes e interacción con al selección natural.

En primer lugar se destacaron dos tipos de variaciones que los viejos evolucionistas no diferenciaban: una inducida por el ambiente, no heredable, y una genética, producida por mutaciones de grandes o pequeños efectos sobre el fenotipo. Se demostró que estas últimas son las más frecuentes y las que pueden acumularse gradualmente por selección natural, para producir los cambios evolutivos elementales. De igual forma, la genética demostró que cada individuo no es un mosaico de unidades hereditarias que actúan y se seleccionan independientemente; por el contrario, el genotipo de cada individuo es un sistema coadaptable de genes, de tal manera, que si la selección natural afecta algunos de ellos, los demás también cambian, para reajustarse a la nueva situación. En resumen, la selección natural selecciona complejos de genes, no simples genes individuales.

El desarrollo de una nueva sistemática, llevó el centro de atención de los estudios evolutivos, del individuo a la población y se reconoció esta como la unidad de evolución dentro de las especies. Con este nuevo enfoque, el estudio de las poblaciones reveló, entre otras muchas cuestiones, que las diferencias entre poblaciones y especies - que por supuesto surgen a consecuencia de la evolución - se manifiestan fundamentalmente entre caracteres de variación continua, caracteres que, precisamente, varían como resultado que pequeñas mutaciones con un efecto acumulativo.

A su vez, el estudio genético de la herencia de dichos caracteres de variación continua reveló que, a diferencia de lo que había pensado, tienen un componente hereditario y su trasmisión de padres a hijos obedece a las leyes medianas de una manera especial.

El estudio de las poblaciones de las especies silvestres, comenzó a hacerse desde el punto de vista genético, ecológico y fisiológico; superando el método clásico que era puramente morfológico. Esto dio lugar al surgimiento de la genética de poblaciones, que relevaría, entre otras cosas, la gran variabilidad genética oculta de poblaciones naturales y el papel multifacético que tiene la selección natural, a diferencia de lo que pensaron los evolucionistas clásicos, que vieron en este fenómeno un solo aspecto.

Todos esos conocimientos y muchos otros, se fueron acumulando en el pensamiento científicos de los biólogos de las tres primeras décadas de este siglo. Finalmente se tenía siguiente situación: por un lado, la genética mediana (en especial la poblacional) en continuo avance y por otro, la teoría de la selección natural de Darwin, que se había quedado estancada e incluso había sido rechazada por muchos biólogos. Había que comenzar a sintetizar todos estos conocimientos en una nueva teoría evolutiva y someterla al juez implacable del análisis y la experimentación científica.

Por fin, 1930, el matemático y genetista inglés Sir Ronald Fischer (1890 – 1962) publicó su libro *La teoría genética de la selección natural*, en revitaliza la idea de la suprema importancia de la selección natural como el mecanismo básico de evolución. Este investigador fundamentó sus observaciones de forma irrefutable por métodos matemáticos, e integró las ideas darvinistas y mendelianas en un primer que se sentó las bases de la teoría sintética.

Con posterioridad, eminentes científicos de muchos países, especialmente de la antigua Unión Soviética, EE.UU., e Inglaterra, contribuyeron a dar forma definitiva a lo que sería en esencia el cuerpo de conocimientos básicos de la **teoría sintética de la evolución**.

En la actualidad, nuevas ramas de las ciencias biológicas han experimentado un gran desarrollo, en especial la biología molecular y la ecología; pero en la época de la elaboración de la teoría sintética, no fueron incorporadas a ella. Esto conduce a la necesidad de una nueva síntesis, que debe tener en cuenta:

- 1- La biología molecular de los eucariontes, con sus genes fragmentados, sus familias de genes y sus genes estructurales, reguladores y transponibles, que añaden nuevas complejidades al proceso mutacional.
- 2- La epigenética, o sea, los procesos bioquímicos – fisiológicos que median entre genes y fenotipo, especialmente durante la ontogenia, que obligan a considerar los eventos macromutacionales como agentes importantes en los grandes cambios evolutivos.
- 3- La ecología, en cuanto a la consideración en los modelos evolutivos teóricos, de un ambiente continuamente cambiante y capaz de engendrar altas presiones selectivas.
- 4- La asincronía en cuanto a los cambios evolutivos entre los niveles moleculares, cromosómicos y organismo.
- 5- Las tasas de velocidades o cambios evolutivos que no siempre deben ser graduales.
- 6- La consideración de que todo carácter debe ser adoptivo.
- 7- Las unidades de evolución que no necesariamente deben ser siempre las poblaciones.
- 8- Los niveles de organización biológica que se influyen mutuamente durante el proceso evolutivo.

La teoría sintética, dada su amplitud, puede integrar todos estos cambios y modificaciones sin que se pierda su esencia.

12

LA POBLACIÓN COMO UNIDAD BÁSICA DE LA EVOLUCIÓN.

En la evolución la unidad fundamental no es el individuo, sino la población. Una *población*, desde el punto de vista genético, es una comunidad de individuos de la misma especie, *unidos por lazos de apareamiento y parentesco*. Los lazos de parentesco que vinculan a los miembros de la misma población están siempre presentes, pero el apareamiento puede faltar en caso de organismos con reproducción asexual.

El individuo no es la unidad fundamental en la evolución; esto se debe a que su genotipo no cambia de manera apreciable a lo largo de su vida. Por otra parte, el individuo es mortal. La población, por su parte, tiene continuidad de generación en generación y su constitución genética puede cambiar (evolucionar) a través de las generaciones. La continuidad de una población a través del tiempo la proporciona el mecanismo de la herencia biológica.

Una población local o demo es un grupo de individuos de la misma especie que viven en un mismo territorio. El concepto de población local es fácilmente comprensible, pero las dificultades pueden seguir cuando se aplica el concepto, porque las fronteras entre poblaciones son a menudo confusas. En la mayoría de las especies, los individuos no existen en grupos homogéneos claramente separados unos de otros y, por otro lado, incluso dentro de un mismo grupo, los organismos no se distribuyen homogéneamente, ni siquiera en el caso de que los grupos sean bastante discretos, como ocurre con aquellos que viven en lagos o islas que tienen límites precisos. Los animales a menudo migran de una a otra población local y el polen o las semillas de las plantas pueden también moverse de una población a otra, de modo que las poblaciones locales de la misma especie distan de ser mucho de ser independientes entre sí.

VARIACIÓN GENÉTICA.

ETAPAS DE PROCESO EVOLUTIVO.

En la actualidad, la mayoría de los estudios de la evolución conciben los cambios evolutivos como un proceso de dos etapas:

- 1- La producción de variación genética.
- 2- La representación diferencial de esas variantes en las próximas generaciones.

Modernamente se acepta que estas dos etapas pueden ocurrir, tanto al nivel de las poblaciones clásicas o mendelianas, como al de otras entidades biológicas “individuales”, como moléculas, especies y grupos filogenéticos.

El análisis de la primera etapa, es decir, todo lo concerniente a la producción de variación genética, puede encasillarse en una rama de los estudios evolutivos que denominamos genética evolutiva, mientras que la segunda etapa más vinculada con los factores ambientales, que decidan en gran medida qué variantes estarán representadas en las próximas generaciones y cuáles no, constituye el objeto de estudio de la rama conocida como ecología evolutiva o genética ecológica.

VARIACIÓN GENÉTICA Y EVOLUCIÓN.

La existencia de la variación genética es una condición necesaria para la evolución. Si para un cierto locus todos los individuos de una población son genéticamente idénticos (homocigóticos), la evolución no puede darse en este locus, ya que las frecuencias alélicas no pueden cambiar de una a otra generación. Por otra parte, si en una población diferente hay dos alelos distintos (heterocigotos) en el mismo locus de ante, puede darse el cambio evolutivo en este locus: la frecuencia de un alelo puede incrementarse a expensas de la del otro.

Mientras mayor sea la variabilidad genética de una población, mayor es su oportunidad de evolucionar. En otras palabras cuando mayor es el número de

loci variables y hay más alelos en cada uno de los locus variables, mayores son las posibilidades para cambiar las frecuencias de unos alelos a expensas de las de otros. Además de ha demostrado experimentalmente que hay una correlación positiva entre la cantidad de variación genética de una población y la tasa de evolución de dicha población.

ESTRUCTURA DE LA VARIACIÓN GENÉTICA DENTRO DE LAS POBLACIONES.

Con respecto a la estructura genética de las poblaciones se han propuesto dos hipótesis llamadas modelos clásicos y modelo balanceado.

Según el modelo clásico, el acervo genético de una población consta, para prácticamente todos sus loci, de un alelo de tipo "salvaje" con una frecuencia cercana a uno, el resto del acervo genético está compuesto de alelos deletéreos que se originan por mutación y se y se mantienen en frecuencias muy bajas por la selección natural. Un individuo típico sería homocigótico para el alelo de tipo "salvaje" en casi todos sus loci, excepto unos pocos que podrían ser heterocigóticos para un mutante y su alelo "salvaje".

De acuerdo con este modelo la evolución ocurre ocasionalmente surge una mutación beneficiosa. Como tal alelo beneficioso es mejor para los organismos que el "salvaje" preexistente, la frecuencia de dicho mutante se incrementará por selección natural y se convertirá en el nuevo alelo de tipo "salvaje", mientras que alelo original se eliminará o reducirá a una frecuencia muy baja.

El modelo balanceado postula que, por lo general no existe un simple alelo de tipo "salvaje" o "normal", sino que el acervo genético de una población consta, para muchos loci, de un conjunto de diversas frecuencias, por lo que los individuos son heterocigóticos para una gran proporción de sus loci. No hay un genotipo "normal" sino que las poblaciones constan de un conjunto de genotipos que otorgan una conducta adecuada adaptación en la mayoría de los ambientes en los que se encuentra la población.

De acuerdo con este modelo la evolución se da por un cambio gradual en las frecuencias y las clases de los alelos en muchos de los loci. Los polimorfismos genéticos que se encuentran en las poblaciones naturales se mantienen por la selección natural; los alelos no actúan de manera aislada, sino que la adaptabilidad que confiere un alelo depende de otros que existen en el genotipo y por supuesto, del ambiente. Los acervos genéticos son, de esta forma, sistemas coadaptados. El modelo balanceado acepta que algunos mutantes son nocivos para sus portadores. Estos alelos se mantienen en bajas frecuencias a causa de la selección natural y desempeñan un solo papel secundario y negativo en la evolución.

CANTIDAD DE VARIACIÓN GENÉTICA EN LAS POBLACIONES.

Se ha demostrado que la mayoría de las poblaciones naturales poseen una gran cantidad de variabilidad en sus genes estructurales, tal y como proponía el modelo balanceado de la estructura de las poblaciones.

Los genetistas han descubierto que existe mucha más variabilidad genética en los organismos vivientes de la que podría surgir la mera observación. Esta variabilidad genética se ha relevado por:

- 1- El estudio de los polimorfismos de los que ahora se saben que están ampliamente extendidos en las poblaciones de muchas especies: ellos revelan básicamente la variabilidad para los genes estructurales de proteínas y antígenos.
- 2- Estudios de consanguinidad, es decir, por apareamiento entre parientes próximos lo que aumenta la probabilidad de ser homocigoto. De esta forma se manifiestan los genes recesivos. La consanguinidad ha demostrado, por ejemplo, que prácticamente todo individuo de *Drosophila* tiene variantes alélicas que en condición homocigótica originan fenotipos anormales y que las plantas llevan muchas variantes génicas que cuando están en homocigosis producen una clorofila anormal o falta de esta. La consanguinidad ha demostrado también, que los organismos portan alelos que en condición homocigótica modifican su fertilidad y probabilidad de supervivencia.

- 3- De los experimentos de selección artificial se obtiene la evidencia más convincente que indica que la variabilidad genética es de carácter general. En la selección artificial los individuos que se eligen como progenitores de la siguiente generación son aquellos que muestran la mayor expresión del carácter deseado. Si la población seleccionada cambia a través de las generaciones en la dirección de la selección, es que los organismos originales tenían variabilidad genética con respecto al carácter seleccionado.

MEDIDA DE LA VARIACIÓN GENÉTICA.

La variación genética de una población, es parte, permanece sin expresarse en el fenotipo (variabilidad genética oculta) y es el reservorio evolutivo de la población. La medida directa de esa variabilidad estaría en el análisis del DNA de cada individuo de la población, o de una muestra de esta, pero en la práctica presenta grandes dificultades. Por ello, para obtener tan información se recurre al producto de los genes contenido en el DNA. Ese producto puede ser una molécula bioquímica, un proceso fisiológico o determinada estructura morfológica, todas ellas controladas por los genes que se desean evaluar. Por el grado de información que brindan estos caracteres, es una función directa de los procesos que median entre los genes y dichos caracteres. De forma general se plantea que estos procesos más simples y más “cercaños” a los genes cuando se trata de moléculas bioquímicas y, por el contrario, más complejos y “alejados” de los genes si se trata de carácter morfológico, ocupando los caracteres fisiológicos una posición intermedia.

Así, las moléculas bioquímicas (proteínas no enzimáticas, enzimas y antígenos) son las más “cercañas” a los genes. Ellas pues, brindarán la mejor información sobre la variabilidad genética de la población.

El problema de cómo medir la variabilidad genética equivale a determinar que proporción de todos los loci del acervo de genes son polimórficos (variables) en una determinada población, o que proporción de todos los loci genoma son heterocigóticos en un individuo típico de la población.

MUTACIÓN, GENES EUCARIONTES Y UNIDADES DE TRANSCRIPCIÓN.

En su definición más amplia, mutación es cualquier cambio o alteración estable de la estructura del material hereditario. Este cambio puede o no expresarse al nivel del fenotipo puede abarcar cualquier componente de dicho material hereditario (genes, segmentos de DNA o de cromosomas, conjuntos completos de cromosomas y genes extranucleares) y constituye el origen último o inmediato de la variación genética.

TIPO DE MUTACIONES.

En la actualidad se distinguen cinco tipos básicos de mutaciones:

- 1- Génicas o puntuales. Sustituciones, deleciones o adiciones de uno a unos pocos nucleótidos de un gen. Son las más conocidas.
- 2- No puntuales. Alteraciones de grandes segmentos del DNA por entrecruzamiento desigual o conversión génica, que da lugar a duplicaciones de genes.
- 3- Cromosómicas. Duplicaciones, inversiones, fusiones, fisiones, translocaciones y deleciones en los cromosomas.
- 4- Genómicas . Aneuploidías y poliploidías cromosómicas.
- 5- Epigenéticas. Mutaciones en el DNA extranuclear, plasmogénes y sustancias morfogenéticas (inductores, hormonas, represores).

MUTACIONES GÉNICAS O PUNTUALES.

Las mutaciones puntuales ocurren en genes estructurales y reguladores. Algunas de las características de estos factores son las siguientes:

- 1- Las mutaciones ocurren en cualquier etapa del desarrollo del individuo y afectan su morfología y conducta (fig.12.1).

Una mutación puede ser no recurrente, es decir, darse como un evento único, o por el contrario, darse varias veces y ser, por consiguiente, una mutación recurrente. Hasta donde se conoce en la actualidad, las mutaciones como eventos únicos tienen muy poca importancia evolutiva. Las mutaciones recurrentes son las que mantienen la variación en las poblaciones.



Fig. 12.1: Mutaciones de la forma de la hoja en el tomate salvaje. A, forma normal. B-G, formas mutantes.

La frecuencia de ocurrencia de las mutaciones se mide por la tasa de mutación, que puede referirse al genoma completo o a un locus específico; en el genoma es el número de gametos que portan mutaciones, por cada 100 gametos por generación y se designa como U . En *Drosophila* oscila entre 2 y 100%.

La tasa de mutación de un locus es el número de gametos que llevan una mutación en dicho locus, por cada diez mil o un millón de gametos por generación por generación y se designa como μ ; sus valores normales oscilan entre 10^{-4} y 10^{-5} gametos por generación. Estas tasas de mutaciones varían entre diferentes organismos y diferentes locis en el mismo organismo (ver tabla).

TABLA

Tasas de mutación (μ) para loci específico en varios organismos.

Especies	Caracteres	Por cada 10% Gametos/ Generaciones
Escherichia coli (colibacilo)	Resistencia a estreptomicina	0,00004
	Arginina + Triptofano.	0,0004
		0,006
Drosophila melano- Gaster (mosca del Vinagre)	Cuerpo amarillo	12
	Ojos pardos	3
	Sin ojos	6
Zea mays (maíz)	Semilla azucarada	0,24
	Semilla reducida	0,12
	Inhibidor del color	10,60
Mus musculus (ratón)	Color pardo	0,85
	Ojos rosados	0,85
	Moteado	1,70
Homo sapiens (hombre)	Aniridia	0,50
	Acondroplasia	4,2
	Corea de Huntington	0,50

Cuando un gen es dominante su tasa de mutación puede ser fácilmente calculada, al estudiar apareamiento y registrar aquellos en donde dos padres con el carácter recesivo producen hijos con el carácter dominante. Este hecho sólo puede explicarse por mutación.

En el hombre por ejemplo, de un total de $N = 1\,054\,982$ individuos (527 491 parejas), se registraron 49 acondroplásicos, nacidos de padres normales. Este carácter es producido por un gen dominante, luego estos niños fueron producto de gametos mutados, uno de los cuales llevaba la mutación. El número de gametos con el locus mutado en entonces 49 y el de gametos totales

$$2N = 1\,054\,984.2, \text{ luego } \mu = 49 / 2N = 2,3 \cdot 10^{-5}$$

Posiblemente en todos los genes ocurren mutaciones que originan diversas formas alternativas y producen las denominadas series de alelos múltiples, como es el caso de la serie de color en cuanto al pelaje en el conejo y en los ojos de *Drosophila melanogaster*. En estas serie múltiples suele ocurrir una

mutación en el alelo salvaje con más frecuencia hacia determinados miembros de la serie, tal como ocurre en el caso de W (ojos rojos) en *Drosophila* que muta a w (ojos blancos), mucho más frecuentemente que a otros alelos (w^e , W^a , etcétera).

La mutación es la última fuente de la variación genética, pero es la inmediata, la que generación en generación produce la enorme diversidad que poseen los organismos. De acuerdo con esto, no debe esperarse encontrar ninguna relación entre la tasa de mutación y de evolución, es decir, la velocidad a que evolucionan las especies.

Este tipo de mutación ocurre en cualquier célula del organismo. Los alelos mutantes que surgen fuera de las células germinales, en las células de los tejidos del cuerpo, se denominan mutaciones somáticas, las cuales con el individuo en el caso de los animales, o pueden ser perpetuada mediante la reproducción vegetativa en las plantas. Por el contrario, las mutaciones germinales surgen en los gametos o en la línea celular que conduce a la formación de los gametos y puede pasar a la próxima generación.

Las mutaciones puntuales además de recurrentes son también reversibles, ya que no solamente pueden ser B el gen de origen a b , sino también en b puede ocurrir una mutación que dé lugar a B . Lo más usual es que en alelo salvaje (no importante si es dominante o recesivo) se produzca en mutación con una frecuencia mayor hacia otro alelo, lo cual recibe el nombre de mutación progresiva, y que en un alelo mutado, la mutación conduzca a una forma salvaje con una menor frecuencia, en cuyo caso se trataría de una mutación regresiva.

A las mutaciones con efectos menores sobre el fenotipo se le denomina actualmente micro mutaciones, y a las de efectos marcados, macromutaciones. Se estima que los de 20 000 genes que porta *Drosophila*, 500 surgieron por macro mutaciones y 19 500 por micro mutaciones. Hoy se postula que las micromutaciones son más frecuentes en los genes estructurales y las macro en los reguladores. Como ejemplo de micromutación se puede citar una que

aumenta el tamaño de las escamas de un reptil y de macromutación otra que conforma dicha escamas en plumas.

La creencia de que las mutaciones pueden surgir a la respuesta adaptativa a cambios específicos del ambiente, se mantuvo por mucho tiempo. Se pensó que al menos podía ser válida para los microorganismos, por ingeniosos experimentos en esta forma debida también demostraron la naturaleza aleatoria de la mutación con respecto a la adaptación.

Los experimentos se hicieron utilizando bacterias resistente a bacteriófagos y antibióticos con el empleo de diferentes técnicas. Una de estas es la denominada multiplicación sobre terciopelo, que permite multiplicar en placas, colonias, localizadas en el mismo sitio que la placa original. Con el uso de esta técnica se pudo demostrar que las mutaciones para las resistencias a determinados antibióticos las poseen las bacterias, independientemente de que fueran sometidas o no a este antibiótico. El ambiente con antibiótico lo único que hace es relevar tal variación genética oculta, pero no producirla (Fig. 12.2)

Como ya analizamos, bajo condiciones normales ocurren mutaciones en los genes con muy baja frecuencias, lo que se conoce como baja frecuencia, lo que se conoce como frecuencia o proporción de mutación. Las frecuencias de mutación se incrementan grandemente cuando los organismos se exponen a rayos X, gas mostaza, otros productos químicos y algunas radiaciones ionizantes algunos autores han sugerido que los rayos cósmicos y otras radiación natural, pueden causar las mutaciones espontáneas de los organismos, pero las cantidades de radiación natural en los periodos geológicos recientes de la historia de la Tierra, han resultado muy pequeños para responder por la gran cantidad de las mutaciones en plantas y animales. También la mutabilidad puede ser incrementada por ciertos genes denominados mutadores. El gen Dt en el maíz incrementa la frecuencia de mutación del gen A, localizado en un cromosoma diferente (A es el gen que controla la formación del pigmento del color).

Teniendo presente las consideraciones anteriores los genetistas se han inclinado, por lo general, a considerar las mutaciones como fallas al azar de los

genes, que conducen a la formación de copias no idénticas de si mismo durante su duplicación. Las mutaciones, de acuerdo de este punto de vista, son errores poco frecuentes, pero inevitables, en el proceso de copia de los genes.

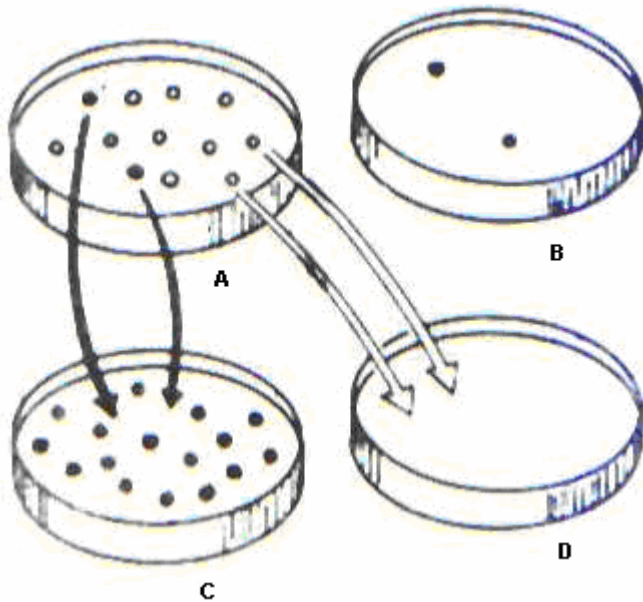


Fig. 12.2: Experimento que demuestra la existencia de mutaciones en bacterias, previamente a la acción de determinados agentes ambientales. En el esquema se representa la acción a la estreptomina. En la placa B, sembrada a partir de colonias de la placa A transferidas por medio de la técnica de multiplicación sobre terciopelo, solamente sobreviven dos colonias. En la placa C, sembrada a partir de colonias de A, que en B se revelaron resistentes a la estreptomina se desarrollan numerosas colonias. En la placa D, sembrada a partir de A con colonias que luego perecieron en B (colonias sensibles), no ocurre desarrollo. Las bacterias resistentes a la estreptomina existían ya antes de la adición de este antibiótico.

Cuando se considera a la mutación actuando por si sola como fuerza evolutiva, se entiende enseguida que no puede ser la causante de los cambios adaptativos y relativamente rápidos que ocurren en las poblaciones. Se ha señalado que las mutaciones, en el sentido biológico, son al azar es decir, no surgen para llenar ninguna necesidad adaptativa y mediata del organismo.

La fuerza evolutiva que realmente produce las adaptaciones de las poblaciones, reordenando estas mutaciones es, la selección natural.

Igualmente, a considerar el efecto aislado de las mutaciones de los cambios de frecuencias génicas en el tiempo, esto resulta demasiado lento en comparación con el tiempo de vida de las generaciones de los organismos.

Así, pues el papel evolutivo de las mutaciones puntuales queda limitado al de actuar como fuente de variación genética y a suplir con nuevos alelos el acervo de genes de la población, los cuales serán inmediatamente sometidos a la acción de la selección y a los efectos del azar.

MUTACIONES NO PUNTUALES.

En las mutaciones no puntuales se involucran genes enteros, secuencias no codificadoras o grandes segmentos de DNA.

Dos clases de estas mutaciones son producidas por emparejamiento anormal de las cadenas de DNA, lo que da lugar a recombinaciones desiguales y a conversión génica (fig. 12.3).

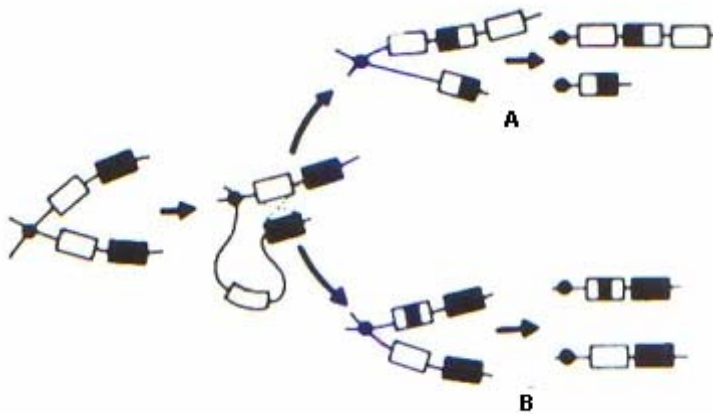


Fig. 12.3: Emparejamiento anormal de cromosomas homólogos y sus consecuencias. A, entrecruzamiento desigual. B, conversión génica

En la recombinación se fragmentos de DNA, se distinguen la recombinación homóloga (en la intervienen dos secuencias de DNA homólogas) y la denominada "ilegítima). Esta última es más rara, y se produce por ruptura y unión de fragmentos de DNA que no presentan homología de secuencias. Considerando dos secuencias (A y B) de DNA, homólogas y repetidas en tándem, estas pueden ser de dos genes suficientemente homólogos de una familia multigénica, por ejemplo los genes β y δ de la globina humana, o dos secuencias no – codificadoras como las secuencias Alu en el hombre. Una recombinación por homología entre A y B en el seno mismo del cromosoma producirá la pérdida o deleción de las secuencias comprendidas entre A y B. Cuando las secuencias A y B se encuentran situadas en los dos cromosomas de un mismo par, la recombinación denominada desigual entre la secuencia. A

del primer cromosomas llevará en lo sucesivo tres secuencias (gen híbrido) mientras que el otro, que sólo tendrá una, habrá experimentado una delección. Se cree que las delecciones provocadas por este tipo de mecanismo son la causa de enfermedades hereditarias de la hemoglobina, como ciertas talasemias.

Una hemoglobina particular, denominada Lepore, es fruto de una recombinación entre dos genes que produce una molécula híbrida, mientras que la región entre los dos genes desaparece. En esta misma región existen igualmente delecciones del gen globina limitadas por secuencias Alu. Además, las recombinaciones desiguales sucesivas pueden acarrear ampliaciones y eliminaciones del material hereditario localizado en las secuencias repetidas y entre ellas se ha demostrado en la levadura.

La conservación génica se caracteriza por una transferencia unidireccional de material genético redundante y ligeramente diferente (si fuera idéntico no se detectaría). Una secuencia actúa como receptora, y la otra como donante y esta última no se modifican en el transcurso de la operación. En los organismos superiores es difícil aportar demostraciones de fenómenos de conservación génica, ya que el análisis genético es más difícil. Sin embargo, su poder explicativo es muy poderoso y la conversión génica ilustra de forma satisfactoria las variaciones observadas en los genes de las inmunoglobinas del ratón, así como las de los antígenos mayores de histocompatibilidad. En la actualidad parece probable que la conversión génica sea un mecanismo muy general que pueda operar tanto entre dos alelos, como en el seno de familias, de secuencias repetidas, pudiendo actuar en este caso entre miembros no alélicos. Este mecanismo tiene, sin duda, dos efectos simultáneos: la introducción de una gran variabilidad (por incorporación en un gen A de una secuencia homóloga pero diferente, recibida de un gen (B) y una homogenización de secuencias que permitirá finalmente que los miembros de una familia multigénica sean vecinos unos de otros.

¿Qué papel evolutivo, como fuente de variación genética, desempeñan estas mutaciones?

En las bacterias, los genes no están fragmentados: los espacios que separan los genes son mínimos y las familias multigénicas raras. Tales situaciones "económicas" se dan también en el DNA de las mitocondrias de los organismos superiores. Inversamente, el DNA repetido, sea no de tipo codificador.

A medida que se avanza en la escala evolutiva, se encuentran en número creciente genes fragmentados, espacios intergénicos cada vez más vastos, familias multigénicas y secuencias repetidas cada vez más abundantes. Esto define cuatro protagonistas en la evolución del genoma: los genes únicos, las familias multigénicas, las secuencias no codificadoras únicas y las secuencias repetidas de DNA no – codificador.

Estas observaciones impiden toda deducción basada en el número y la naturaleza de los genes, a partir del tamaño total del genoma. Así, es *Escherichia coli* se estima que el número de genes es de 4 000. Sería totalmente falso deducir de ello, según los datos de tamaño de los genomas, que el del hombre está constituido por varios millones de genes. Por otra parte, ciertos anfibios, más primitivos que el *Homo sapiens*, poseen muchos más DNA por célula que este sin que haya razón para atribuirles muchos más genes.

MUTACIONES GENÓMICAS Y CROMOSÓMICAS.

Se denomina ploidía o mutación genómica al cambio que afecta el número de cromosomas normales de un organismo y aberración o mutación cromosómica, al cambio que afecta su estructura.

Sus principales tipos son: cambios numéricos totales (cuploidía) o parciales (ancuploidía y duplicaciones, inversiones, deleciones y translocaciones de segmentos cromosómicos).

Desde el punto de vista evolutivo, lo importante en relación con estas alteraciones son los efectos fenotípicos que ploidías y aberraciones producen sobre el individuo y las consecuencias evolutivas que tienen dichas alteraciones cromosómicas en las poblaciones que las portan. En el primer

caso, ambas alteraciones al producir cambios en el fenotipo del individuo constituyen fuentes de variación genética para la población, que pueden presentarse en muy baja frecuencia; o por el contrario, varios tipos de alteraciones cromosómicas pueden ocurrir todas en alta frecuencia y producir entonces un polimorfismo cromosómico.

Los efectos fenotípicos de las alteraciones cromosómicas surgen como una consecuencia del hecho de que no solamente la estructura, sino también el número y la forma en que los alelos se combinan en los cromosomas, es una importante fuente de variación genética complementaria de los otros tipos de mutación. Tales efectos surgen porque cada gen interviene en la formación de un producto final y los genes relacionados por los pasos bioquímicos que conducen a dicho producto final, forman un sistema de genes en serie, los cuales pueden estar esparcidos por todo el genoma, o más frecuentemente, ligados todos muy estrechamente en el mismo cromosoma. Precisamente, la secuencia en que están estructurados los genes es importante para llevar a cabo de forma normal la síntesis del producto final; cualquier alteración en el número o la estructura del cromosoma podría alterar dicha secuencia y, con ello su producto final, lo cual producirá una variación fenotípica.

Las alteraciones cromosómicas también pueden desempeñar un papel positivo o negativo en el desarrollo evolutivo de la población, acelerando o retardando este proceso, por medio de la alteración de mecanismos tales como la recombinación genética, la supervivencia, y la fertilidad.

Las formas naturales poliploides son muy comunes en plantas y animales inferiores hasta peces y anfibios. Los individuos poliploides, con respecto a sus formas diploides, presentan siempre algunas variaciones fenotípicas: mayor resistencia a cambios ambientales drásticos; aumento de tamaño de las células que trae como consecuencia, aumento de tamaño y cambio de forma de textura de los órganos (figura 12.4); esterilidad gamética que provoca baja fertilidad, fundamentalmente motivada por la dificultad de apareamiento de los cromosomas por pares, en su lugar, los cromosomas que quedan solos, o se

unen por tríos, cuartetos, etc. Esta baja fertilidad provoca en la poliploidía sea frecuente en formas de reproducción asexual.

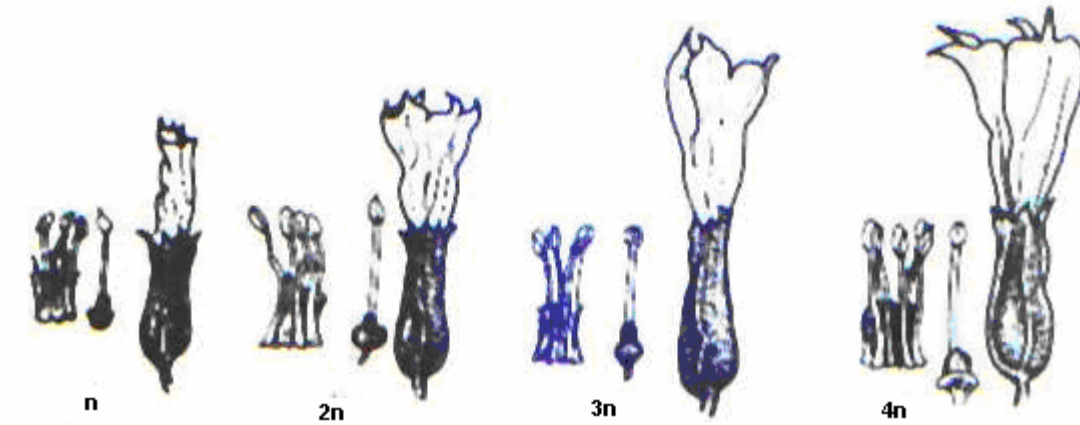


Fig.12.4: Diferencias en el tamaño de las flores de los tipos haploide (n), diploide (2n), y tetraploide (4n), del chamico. (*Datura stramonium*)

Las formas aneuploides son generalmente menos frecuentes en la naturaleza que las poliploides. Todos los casos de aneuploides estudiados, ya sea por exceso o por defecto de cromosomas o pares de cromosomas específicos, casi siempre son letales para el individuo.

En *Drosophila*, por ejemplo, la manósomía del cromosoma IV, produce las siguientes variaciones fenotípicas: color pálido del cuerpo, alas cortadas, ojos rugosos, cerdas finas y baja viabilidad. En el hombre, la trisomía del par cromosómica 21; produce el conocido mongolismo o Síndrome de Down, con variaciones fenotípicas muy marcadas del patrón normal, presencia de pliegue epicantal, retraso mental, iris moteado, puente nasal deprimido, lengua prominente, manos cortas y anchas, un solo pliegue palmar y anomalías cardíacas, entre otras.

Si bien las aneuploidías con su marcado efecto deletéreo, no parecen tener grandes consecuencias evolutivas para la población, no pasa lo mismo con las poliploidías, La duplicación completa de genoma implica, en primer lugar, la adquisición de un mecanismo de reproducción asexual, para hacer frente a la

baja fertilidad que produce tal duplicación, lo cual hace que quede reproductivamente aislada de la forma diploide original; en segundo lugar la poliploidía incrementa el material genético, los genes se encuentran ahora en dosis múltiples, por lo que con el tiempo, el genotipo debe sufrir una nueva reordenación para hacer frente a esa situación. Por ejemplo, en un genotipo diploide, la relación entre los genes alelos A y a puede traducirse en una falta de dominancia, pero en un tetraploide AA Aa o AA, estas relaciones pueden cambiar. Todo esto evidentemente, produce cambios evolutivos en las poblaciones.

Todas las aberraciones cromosómicas producen variaciones fenotípicas de algún tipo, en relación con el fenotipo normal. Las de mayor interés al evolucionista son las duplicaciones, deleciones, inversiones y translocaciones, ya que pueden afectar grandemente la supervivencia y reproducción de sus portadores.

Los efectos fenotípicos de todas las aberraciones vienen dados por el llamado efecto de posición. Tal efecto surge del reordenamiento espacial de los genes a lo largo de su secuencia lineal en el cromosoma y no de sus mutaciones, aunque algunos casos el efecto fenotípico remeda una mutación. El gen B, por ejemplo, puede encontrarse en la secuencia ABC de un cromosoma, pero por alguna aberración cromosómica puede pasar la secuencia ABQ; este nuevo ordenamiento ha cambiado los genes vecinos de B y Q y puede traducirse en un cambio de los fenotipos controlados por dichos genes.

El efecto fenotípico más marcado en las translocaciones e inversiones, es la reducción de la fertilidad en los individuos heterocigóticos para tales aberraciones. A consecuencias del apareamiento anormal que se realiza entre cromosomas normales y cromosomas con las aberraciones, muchos gametos abortan, pues llevan cromosomas con duplicaciones y deficiencias que surgen por dicho apareamiento anormal.

MUTACIONES EPIGENÉTICAS.

Estas mutaciones pueden considerarse macromutaciones, ya que casi siempre producen un gran cambio en el fenotipo (fig.12.5). Por ello se postulan que pueden dar lugar a categorías taxonómicas nuevas. Ocurren durante la ontogenia y han sido poco estudiados. Los factores implicados en estas mutaciones serían factores serían factores citoplasmáticos, que controlan en parte la diferenciación celular a través por ejemplo, del parto desigual de dichos factores durante las divisiones celulares, las interacciones célula – célula y célula – ambiente, creación de nuevas polaridades y alteración de las tasas de división mitótica.

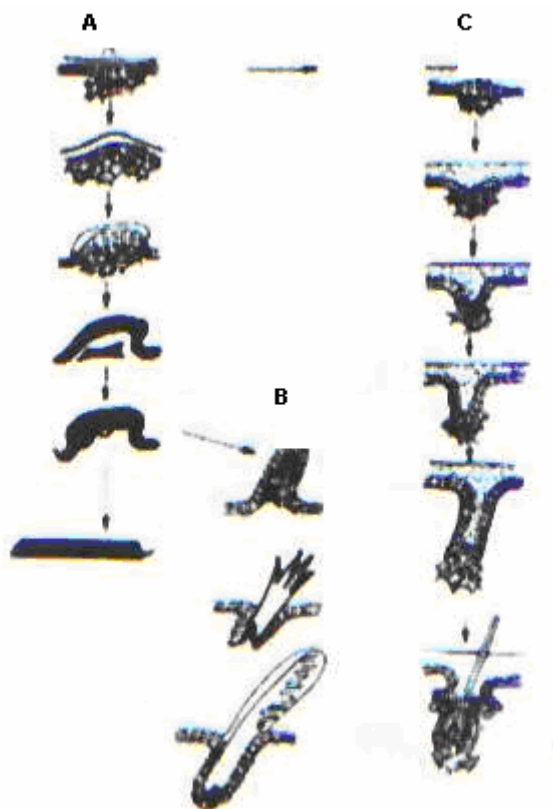


Fig. 12.5: Esquema del desarrollo filogenético de las escamas córneas (A) y de su modificación por mutaciones epigenéticas en plumas (B) y pelos (C).

El durante la morfogénesis que ocurre dicha diferenciación celular, por lo que los factores citoplasmáticos actúan como agentes morfogenéticos, los cuales al sufrir mutaciones, cambian todo el plan de desarrollo del individuo. Estos agentes morfogenéticos serían moléculas de bajo peso molecular, cuyos tipos no son abundantes y entre los que se encontrarían los inductores activados, represores, RNA_m y RNA_d etcétera.

La carencia de dientes en aves, por ejemplo, parece ser el resultado de una mutación epigenética, específicamente de un inductor que al mutar, las interacciones célula – célula en el epitelio oral necesarias para la odontogénesis. Dicho epitelio, en combinación con un inductor apropiado (mesénquima molar de ratón por ejemplo), es capaz de producir estructuras dentales.

RECOMBINACIÓN.

La fuente inmediata de variación a nivel de genotipo no es la mutación sino la recombinación de los alelos que se han acumulado previamente y que son los almacenados dentro de las poblaciones. En eucariontes esto resulta de dos procesos que están frecuentemente (aunque no siempre), asociados entre sí, y que son, la reproducción sexual y la formación de gametos diferentes de aquellos que se unieron para formar el individuo que los produce. Este último incluye dos procesos que no están obligatoriamente asociados: la segregación independiente de cromosomas no homólogos y entrecruzamiento entre cromosomas homólogos.

Existen muchas variaciones en todos estos eventos que contribuyen a la recombinación en organismos típicos. Algunos organismos uniparentales tienen meiosis, segregación independiente y entrecruzamiento; otros tienen meiosis normal, pero entrecruzamiento como suceden en los machos hereditario de su madre son transmitidos en las células espermáticas, por tanto, la segregación de los cromosomas no es independiente.

Para poder apreciar mejor la importancia de la recombinación como una fuente de variación, se explica un ejemplo en un organismo asexual, en el cual ella falta. La variabilidad en las formas asexuales está en dependencia únicamente de la mutación. La formación de una combinación génica favorable no se produce hasta que se completan todos los alelos producidos por mutaciones sucesivas en un mismo linaje; ya que las mutaciones producidas en clones separados, no pueden ser intercambiadas por reproducción sexual. Se aprecia aquí la significación de la reproducción sexual, mediante la cual es

posible el intercambio génico entre líneas de descendencia cambiantes, porque su reproducción es muy rápida, al formar enormes poblaciones y compensarse así las bajas frecuencias de mutación.

La mayoría de las poblaciones naturales son de reproducción asexual, se suponen derivadas de antepasados con reproducción sexual. Esto enfatiza la importancia de dicha reproducción como medio para la recombinación genética, propiedad que parece ser básica en la molécula de DNA.

De todo lo anterior se deduce que la evolución debe ser rápida en poblaciones sexuales que en las asexuales. Pero puede que la recombinación no acelere muchota evolución. El problema está dado en que la recombinación puede originar genotipos ventajosos con la misma rapidez que rompe las combinaciones genotípicas favorables. Si solamente una combinación ventajosa recién originada mantener intacta por alguna restricción en la recombinación favorable será perpetuada e incrementada.

La recombinación sin embargo, puede construir un mecanismo que permita una población salvarse la extinción, cuando el ambiente cambia drásticamente. Una población asexual puede estar constituida por unos pocos genotipos muy bien adaptados a las condiciones prevalecientes, pero una población sexual incluye, además, genotipos recombinantes raros que pueden sobrevivir al poder enfrentar a nuevas adversidades. Bajo esta hipótesis la tasa de extinción de las formas sexuales que la de sus equivalentes asexuales, lo cual justifica la prevalencia del sexo entre los eucariontes. Apoyando esta proposición, muchos autotes han señalado que la reproducción asexual se presenta solo de manera esporádica entre los taxa superiores y animales y que muchas de las "especies" asexuales tienen todas las señales de una novedad. Muchas formas asexuales son en extremo similares a las especies sexuales de las cuales se piensa que se han derivado y con frecuencia aún poseen todos los atuendos del sexo, como en el diente del León (*Taraxacum officinale*), que es una planta asexual pero tiene una inflorescencia totalmente desarrollada para atraer a los polinizadores.

La reproducción sexual hace posible la recombinación de mutaciones favorables, con lo que aumenta de manera considerable la variabilidad genética y la capacidad de adaptación de los organismos y la población. Por estos efectos no siempre se hacen necesarios de manera inmediata, por lo que la población debe establecer una tasa de recombinación adecuada, la cual depende de numerosos factores, tales como: condición haploide o diploide del individuo, sistema de reproducción autógeno o alógeno, equilibrio entre reproducción sexual y asexual, intensidad del flujo genético, rapidez en la sucesión de las generaciones y otras.

Por todo lo antes expuesto, la frecuencia de recombinación debe estar sometida a un control genético preciso. Algunos investigadores han demostrado que la frecuencia de entrecruzamiento entre un par de loci está bajo control genético (genes beta) y puede ser alterada por selección natural y artificial sin que se afecte la frecuencia de entrecruzamiento en cualquier otra parte del cromosoma.

FLUJO GENÉTICO.

En intercambio de individuos o sus elementos de desmanación y reproducción (semillas, esporas, larvas, gametos) entre poblaciones constituye una consecuencia de la dispersión, o movimiento migratorio de individuos o sus elementos hacia fuera del área de la población donde originaron. Tal intercambio, desde el punto de vista genética poblacional, provoca el flujo genético o intercambio de genes entre poblaciones de igual o diferente especie. Aquí solo veremos la primera situación.

Una población compuesta solo de individuos AA puede adquirir un alelo mutante a, por dispersión de un individuo o gameto de otra población que porta este alelo. Dicho proceso afecta la variabilidad genética, únicamente de los individuos foráneos son genéticamente diferentes de los de la población a donde llegan, por ello el flujo genético como fuente de variación depende de la existencia previa de mutaciones.

La cantidad de este flujo entre las poblaciones de una misma especie depende de muchos factores, la intensidad de la dispersión o grado de movilidad es uno de ellos.

En general, si los individuos se cruzan libremente a pesar de la gran distancia, los genes portados por cualquier individuo pueden dispersarse rápidamente por las poblaciones, mientras que si el cruzamiento está confinado predominantemente a pequeñas poblaciones locales o colonias, la dispersión génica se produce mucho más lentamente. Esto último se da, por ejemplo, si las especies viven solamente en hábitat especiales. Si los hábitat favorables están dispersos y ampliamente separados, como ocurre generalmente, así estarán las poblaciones; la especie existe por lo tanto, en una serie de colonias especialmente separadas. Los individuos de una colonia pueden cruzarse más o menos libremente con las de otra. Sin embargo, solo en ocasiones uno o dos individuos o gametos son trasladados de una colonia a otra. El flujo genético se reduce bajo estas circunstancias y será aún más reducido en especies que se autofecundan.

Algunos animales como los insectos y los vertebrados poseen medios eficientes de locomoción y son capaces de dispersarse ampliamente en busca de alimento, pareja y territorio para criar.

La intensidad de la dispersión depende, a su vez, de factores intrínsecos, como grado de movilidad de la especie y medios de dispersión, así como de factores extrínsecos, como las barreras a la dispersión. Por ejemplo, el flujo genético puede ser mayor en los peces marinos y en los invertebrados con huevos y larvas planctónicas muy ágiles, las cuales son transportadas en grandes distancias por las corrientes, que en aquellos cuyos huevos permanecen en un sustrato o están al cuidado de los padres. Los animales sedentarios como caracoles y escarabajos sin alas, probablemente se dispersan menos que en los insectos voladores o arañas que se “engloban” con filamentos de seda y el viento hace que recorran largas distancias.

El flujo genético en plantas depende fundamentalmente de los agentes de dispersión de las semillas y el polen. Las especies de plantas con frutos cuyos agentes de dispersión son las aves, pueden llevar sus semillas más lejos que aquellos que hacen saltar sus semillas distancias cortas al estallar la cápsula en que reencuentran, pero la distancia promedio de dispersión de las semillas depende de la conducta y la fisiología digestiva de las aves. Igualmente la conducta de los polinizadores determina la distancia a la cual es transportado el polen; en Costa Rica por ejemplo, especies de plantas de género *Heliconia* son polinizadas por colibríes territoriales que viajan solo distancias cortas.

Independientemente de la intensidad de la dispersión, otro factor que influye en el flujo genético, es el grado de divergencia genética de las poblaciones implicadas en el dicho flujo. En general de las poblaciones contiguas poseen genofondos similares, ya que la proporción de migración es más alta. Partiendo de esto, el flujo genético no altera las frecuencias génicas ni contribuye a aumentar la variación, debido a que las frecuencias alélicas en los emigrantes no diferirán significativamente de la población que los recibe.

Las poblaciones de una misma especie aislada geográficamente, o sea, separadas por barreras geográficas, son más independientes, y entre ellas está restringido el flujo genético. Alelos disímiles pueden quedar fijados o estar presentes en frecuencia diferentes entre las poblaciones separadas. El flujo genético es, por definición, un evento raro en poblaciones aisladas, pero cuando ocurre, las frecuencias alélicas se alteran y en general en todas las diferencias genéticas entre las poblaciones se reducen.

Paradójicamente, si bien el flujo genético es fuente de nuevas variaciones genéticas dentro de las poblaciones es una fuerza evolutiva homogenizadora cuando se considera al conjunto de todas las poblaciones de la especie. Al dispersar los genes de las poblaciones, el flujo genético, no impide la evolución, puede retardarla de manera considerable en dependencia de su intensidad.

SELECCIÓN NATURAL.

CONCEPTO MODERNO Y CARACTERÍSTICAS.

La selección natural, en su concepto genético, puede definirse como la supervivencia y reproducción diferencial y no al azar de diferentes genes. Como estos genes son componentes de genotipos individuales, la supervivencia y reproducción diferencial y no al azar de individuos con genotipos diferentes. Al señalar que este proceso no es al azar, estamos enfatizando el hecho de que se debe al propio genotipo, y no a causas forjitas que también pueden provocar supervivencia y reproducción diferencial, pero independiente de los genotipos.

El efecto sobre la constitución genética de la población de la supervivencia y reproducción diferencial de genes y genotipos, es que la frecuencia de estos no permanecerá constante de generación en generación, sino que gradualmente aumentarán los alelos favorecidos y disminuirán los seleccionados en contra; todo esto implica, como consecuencia, la ruptura del equilibrio genético. (fig. 12.6)

La operación de la selección natural se basa en los principios siguientes:

- 1- Los individuos de una población tienen morfologías, fisiologías y conductas diferentes (existe variación fenotípica).
- 2- Existe una correlación entre los padres y descendencia en cuanto a la variación fenotípica (la variación fenotípica es heredable).
- 3- Las distintas variantes interactúan diferencialmente con el ambiente al estar mejor o peor adecuadas al ambiente.
- 4- Como resultado de esta interacción las variantes individuales difieren en sus tasas de natalidad y/o mortalidad.
- 5- Las tasas diferenciales de natalidad y/o mortalidad provocan que las diferentes variantes estén representadas diferencialmente en las próximas generaciones.

Expuesta de esta forma la selección natural es un proceso de generalidad que se manifiesta en que:

- 1- Ningún mecanismo de herencia está especificado, solo una correlación fenotípica entre padres e hijos. Cualesquiera entidades que muestren una herencia de este tipo pueden evolucionar mediante selección natural.
- 2- A pesar de Darwin llegó al concepto de selección natural a través de la teoría de Malthus sobre las superpoblaciones y utilizó el término "lucha por la existencia" el elemento de competencia entre organismos por un recurso que se agota no es fundamental para su operación. La selección natural ocurre aun cuando dos cepas de bacterias estén creciendo en un caldo de cultivo con excesos de nutrientes, siempre que ellas tengan diferentes tiempos de división. La gran significación de esto es que la selección natural no lleva necesariamente a una mayor adaptación. Una población o especie puede estar sujeta a la acción de la selección natural incrementará o disminuirá la adaptación en general.
- 3- Cualquier entidad natural que posee variación, reproducción y herencia podría evolucionar mediante selección natural. Así, genomas, organismos, poblaciones, especies y aún ecosistemas representan niveles jerárquicos de posible actuación de la selección natural. Sin embargo, sino se especifica otra cosa todo lo que se expresa a continuación se refiere al nivel individual.

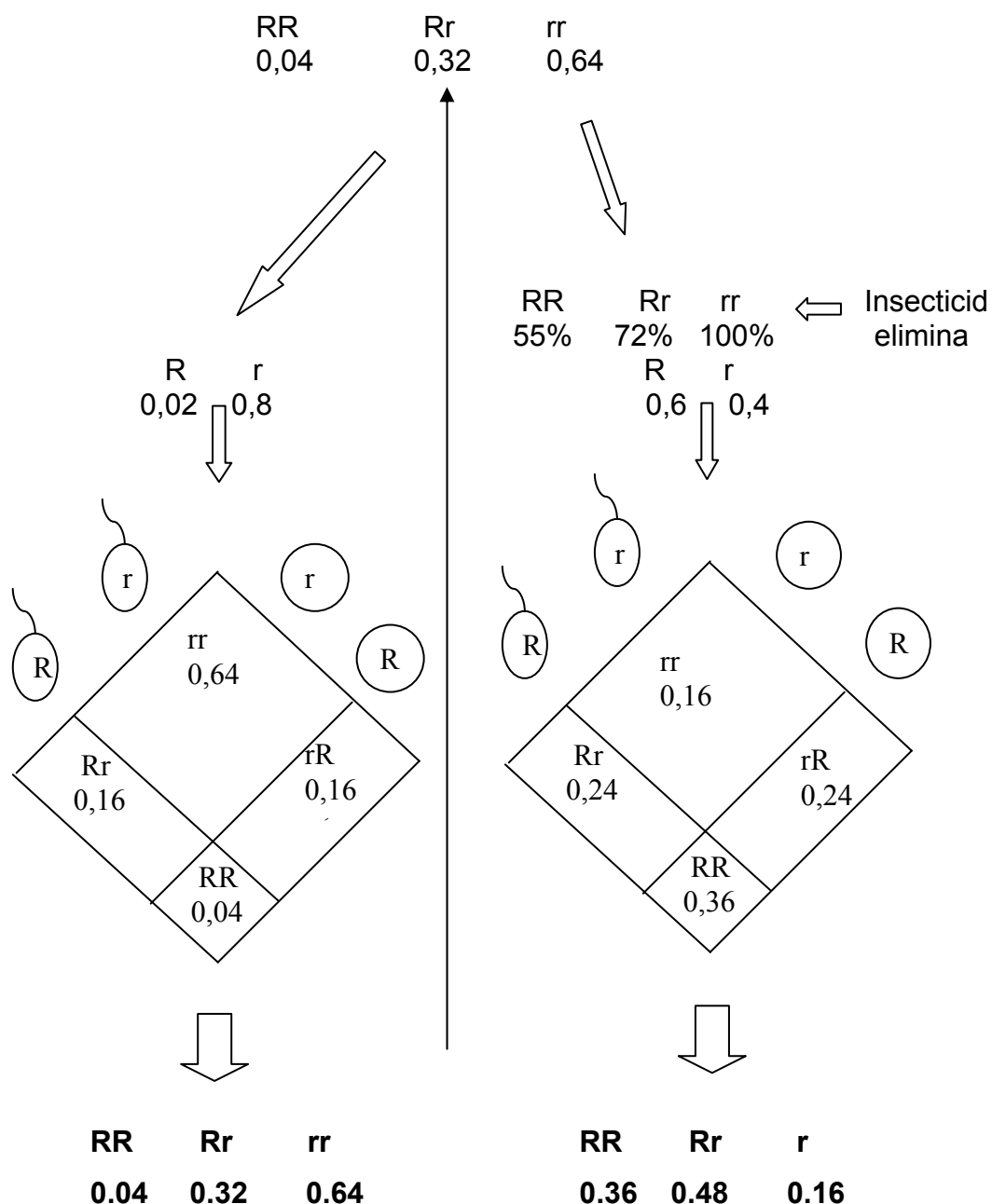


Fig. 12.6 Esquema general del efecto de la selección natural en las frecuencias génicas, en una población de insectos. Se ha supuesto la existencia de los genes R y r, respectivamente, para la resistencia y la sensibilidad a los insecticidas. En un ambiente sin insecticida (B), la población está en equilibrio genético. En un ambiente con insecticida (C) se rompe el equilibrio genético, ya que el gen R es favorecido por la selección natural y aumentan los genotipos RR y Rr.

Mirada en términos de supervivencia diferencial, la selección natural produce muertes selectivas, en oposición a las muertes no selectivas que ocurren en todas las poblaciones naturales. Por ejemplo, si un bacalao produce un millón de alevines, un gran porcentaje de ellos morirá por causas que no tienen

relación con su genotipo; estas serán muertes no selectivas (se los comen otros peces o mueren por un cambio de temperatura, etc.). Pero en el grupo de alevines puede haber algunos que por su genotipo sean resistentes a una determinada concentración salina. Aquí si ocurre una mortalidad selectiva porque mientras en el caso anterior los individuos mueren al azar, en este caso los individuos viven o mueren en dependencia de su genotipo. Aquello son pequeñas variaciones que les permitan vivir en esas condiciones de salinidad serán beneficiados; mientras que aquellos individuos con pequeñas variaciones que lo hacen más sensibles a la salinidad, en su mayoría no podrán sobrevivir. El resultado final es que los individuos que más descendientes dejan a la próxima generación son los que tienen los genes de resistencia a la salinidad, por lo que se produce así una diferencia en la capacidad reproductiva entre genotipos resistentes y susceptibles, que es a lo que se denomina selección natural.

La selección natural posee un aspecto negativo y uno positivo. La supervivencia diferencial de algunos genotipos (selección positiva) va de la mano de la eliminación diferencial de otros genotipos (selección negativa).

La menor contribución de algunos individuos al acervo de genes de las generaciones subsiguientes, fue considerada en la época de Darwin como una parte prematura de los individuos no favorecidos. Los evolucionistas modernos visuilazan la eliminación de ciertos genotipos de un modo más general y la llaman muerte genética.

Los portadores de un gen relativamente poco exitoso pueden ser eliminados de la población a consecuencia de la falta de vigor físico normal, pero en otros casos, los tipos no favorecidos pueden vigorosos físicamente y, no obstante, ser estériles, carecer de la de la potencialidad sexual normal o tener una alta mortalidad en los estadios embrionarios o juvenil, , cuando las muertes no son detectadas.

La selección natural analiza solo en términos de reproducción diferencial posee las características que se exponen a continuación.

Las diferencias en la capacidad reproductiva de los distintos genotipos, pueden radicar en cualquiera de los innumerables efectos de la acción génica sobre el fenotipo. Así, un genotipo aa puede ser que aumente el número de huevos que pueden desarrollarse exitosamente, en comparación con los genotipos AA y Aa .

La selección natural es el resultado de varios componentes: viabilidad, longevidad, emigración, éxito en el apareamiento, fecundidad diferencial, entre otros. Por ejemplo, ciertos individuos con determinados genotipos, pueden contribuir con más genes a la siguiente generación, que otros genotipos de la misma población, sobreviviendo más (al ser más resistentes a enfermedades o estrés climáticos por ejemplo), siendo más longevos, emigrando a zonas favorables donde aumenta su supervivencia, bien teniendo mayor éxito en la vida reproductiva, con un macho que fecunda muchas hembras, o por último, siendo muy fértil, es decir, produciendo un gran número de progenies viables.

SELECCIÓN NATURAL DENTRO DE LAS POBLACIONES.

La selección natural es un fenómeno poblacional, es decir, solo tiene significado evolutivo cuando afecta a todos los miembros de una población. Queda claro que lo que evoluciona como un todo es la población y que esta constituye la unidad de evolución. Pero la selección natural se ejerce a través de los complejos de genes, que están ensamblados en los genotipos y que se expresan en los fenotipos de los individuos que forman la población. De esta forma, la selección natural es una reproducción diferencial de genotipos individuales dentro de la población, que se seleccionan a través de sus fenotipos.

La ventaja selectiva de un alelo sobre otro es un evento probabilística, es decir, no es necesariamente una relación de todo o nada. Esto significa que dado el genotipo mejor adaptado AA y el y el peor adaptado aa , el primero tiene mayor posibilidad de sobrevivir y dejar más descendientes que el segundo, en unas condiciones ambientales dadas, pero esto no significa que

en estas mismas condiciones que el genotipo aa no sobreviva ni deje descendientes, sino que tiene menor probabilidad de esto.

La selección natural no actúa no solo para cambiar las frecuencias de los genes (selección natural direccional), sino que en muchos casos actúa para mantener a uno o varios genotipos dentro de la población, que son los más adaptados.

AGENTES SELECTIVOS.

Hasta ahora se ha analizado el fenómeno de la selección natural en cuanto a su efecto, es decir, al proceso de supervivencia y reproducción diferencial de genotipos, lo ocurre por la diversidad del ambiente donde viven los organismos. La selección natural la produce cualquier elemento del ambiente, el cual, por lo tanto, se denomina agente selectivo. Unas de las metas fundamentales de todo estudio evolutivo es precisamente averiguar cuáles son los agentes selectivos que provocan el fenómeno de selección natural.

Los agentes selectivos pueden ser abióticos o bióticos, entre ellos se consideran siguientes:

Abióticos

Temperatura

Salinidad

pH

Concentración de O₂ y CO₂

Luz

Lluvia

Humedad

Bióticos

Depredadores

Parásitos

Alimento

Competidores

Pareja

Densidad

Hombre

En un lago, un agente selectivo puede ser el oxígeno disuelto, de tal modo que las plantas compiten por ese elemento el medio que se halla limitado.

En el caso de los agentes bióticos, los depredadores; por ejemplo son muy importantes; igualmente sucede con los parásitos y con el alimento. En esta

caso si un grupo de aves invadiera una isla y el alimento que hubiera en ella fuera una semilla muy dura entonces ocurriría una reproducción diferencial de genotipos, porque aquellas aves que por su genotipo tengan el pico más duro y grueso, van a dejar más descendientes, ya que van a poder comer más; las aves que tengan el pico menos grueso y más débil, prácticamente no podrán comer, muchas morirán y las que no, dejarán pocos descendientes. Cuando la pareja (casi siempre la hembra en la mayoría de los animales) determina el éxito reproductivo del otro miembro del par sexual, tenemos la denominada selección natural o epigámica. Por ejemplo, algunos machos, por causas de su genotipo, son más vistosos, más agresivos o cantan más bonitos que otros machos y ellos estimulan a las hembras, las cuales responden positivamente al cortejo de estos machos, precisamente por esos caracteres. Por ello es evidente que los machos más vistosos, más fuertes, etc., son lo que dejan más descendientes, porque encuentran pareja con mayor facilidad y frecuencia. Aquí la hembra es la que ha actuado como agente selectivo. Este tipo de selección es el que ha dado lugar a los caracteres sexuales secundarios, que diferencian de forma marcada al macho y a la hembra de ciertas especies animales, como el pavo real, el león, el escarabajo ciervo y la especie humana.

Hemos puesto como agente selectivo biótico al hombre, ya que con su acción directa lleva a cabo la denominada selección artificial en las poblaciones de plantas cultivadas y animales domésticos. En ella, es el criador quien decide cuáles genotipos dejarán en descendencia a la próxima generación y cuáles no.

Los agentes selectivos indican que la selección natural es un fenómeno ecológico, ya que son precisamente las diferencias ambientales las que producen el fenómeno conocido como selección natural. Si no tiene una idea de la ecología de la especie y de los efectos ecológicos que causan estos agentes en las poblaciones de los organismos, que constituyen a fin de cuentas las unidades selectivas, no podremos entender muchos de los procesos que determinan los cambios poblacionales.

Además, cuando nos referimos a la selección natural, se considera este fenómeno actuando dentro de la población, es decir, entre los miembros de una población, pero el marco de acción de la selección natural es un ecosistema específico en el cual las poblaciones realizan conjuntamente determinadas funciones ecológicas o nicho.

De este modo, al estudiar el fenómeno de la selección natural, ya sea en un ambiente o un campo de caña, un bosque, un lago, un arrecife de coral, etc, siempre hay que ubicarse en la selección natural está actuando en una población de una especie que es parte de una trama ecológica.

En cualquier lugar y en todo momento, siempre las poblaciones están sometidas a un complejo de agentes selectivos, que son los que en definitiva promueven su evolución. Un ejemplo muy evidente de esto lo constituyen las poblaciones de las plantas del desierto. El agente selectivo fundamental es la sequía, pero precisamente por ser estas plantas escasas, también sufren una fuerte acción depredadora por parte de los herbívoros, que actúan en este caso como agente selectivo adicional, pues al igual que la sequía modelan las adaptaciones de dichas plantas.

SELECCIÓN NATURAL SEXUAL.

Con anterioridad se planteó que las hembras pueden actuar como agente selectivo, dando lugar a que los machos de ciertas especies, particularmente entre aves y mamíferos, sean más grandes, más fuertes y de color más vivos, o posean diversos adornos ¿Cómo pueden mantenerse estas características aparentemente no ventajosas? Tales rasgos se originan por selección sexual, que depende no de las interacciones ecológicas con otros seres vivos o de las condiciones ambientales, sino de una lucha de los individuos de un sexo, generalmente los machos, por la posesión de los del otro sexo.

La selección sexual ilustra que el hecho que el éxito de la selección natural depende de una suma de ventajas y desventajas. Los componentes del éxito reproductivo no siempre están correlacionados; por ejemplo, un carácter puede disminuir la probabilidad de supervivencia, pero incrementar la

probabilidad de engendrar descendencia. La coloración llamativa o las cornamentas muy desarrolladas pueden ser un obstáculo para sus poseedores, pero serán favorecidas por la selección natural se incrementan el éxito reproductivo de estos, ayudándoles a asegurar los apareamientos.

Un tipo de selección sexual se da, cuando un determinado carácter hace de alguna manera al organismo más atractivo para el sexo opuesto. En este caso ocurre selección intersexual. Las preferencias de apareamiento se han demostrado experimentalmente en organismos tan diferentes como moscas *Drosophila*, la paloma, el ratón. El perro y los monos rhesus. Por ejemplo, cuando hembras y machos de *Drosophila* de cuerpo amarillo y de cuerpo normalmente pigmentado se juntan, tanto las hembras amarillas como las normales, en lugar de hacerlo con macho amarillo como las normales prefieren aparearse con machos normales, en lugar de hacerlo con machos amarillos, ya que los primeros son más activos en el cortejo.

Otro tipo de selección sexual se presenta cuando caracteres tales como, la cornamenta de los cérvidos, aumentan la eficacia competitiva en relación con otra relación con otros miembros del mismo sexo. Esta es la denominada selección intrasexual. La cornamenta se usa en los entrenamientos de fuerza entre los machos; un macho de gran cornamenta, generalmente consigue más hembras para el apareamiento. El aumento de tamaño y de la agresividad son resultados comunes a ambos tipos de selección sexual. Con frecuencia, los machos son más grandes y más agresivos que las hembras, aunque a veces también ocurre lo contrario.

MEDIDA DE LA SELECCIÓN NATURAL

Obviamente, si el fenómeno de selección natural se da en términos de reproducción diferencial, es decir, de contribución de descendientes a la siguiente generación, su mejor medida será encontrar la cantidad de descendientes que deja cada genotipo durante su vida, o en un período de tiempo determinado. A esa contribución de dependientes de los diferentes genotipos, se ha llamado valor adaptativo, valor selectivo o eficacia biológica. Así, el valor adaptativo no es más, que la contribución de descendiente de cada

genotipo a la próxima generación. Para fines prácticos es preferible dar el valor adaptativo en términos relativos, es decir, referido a un genotipo patrón, que caso siempre es el heterocigoto, como se observa en el siguiente ejemplo:

	Genotipos		
	AA	Aa	aa
Valor adaptativo Absoluto = Número de Descendientes promedio.	5	6	2
Valor adaptativo relativo (W).	$5/6 = 0,83$	$6/6 = 1,00$	$2/6 = 0,33$

Así se obtiene el valor adaptativo relativo, o simplemente valor adaptativo (W), que se puede definir como la contribución relativa de descendientes que hace cada genotipo a la próxima generación. En ejemplo, para los genotipos AA, Aa y aa, sus valores adaptativos respectivos son 0,83; 1,00 y 0,33. Ello se interpreta como que por cada 100 descendientes que deja el genotipo patrón, el genotipo homocigoto dominante AA deja 83 descendientes y el recesivo aa, 33. Estamos determinando de esta manera como, por la selección natural, estos individuos contribuyen con menos descendientes, en comparación con otros; quiere decir que W es por lo tanto, una medida en términos de reproducción diferencial.

A diferencia de la medida de la selección natural en términos de reproducción, también se puede medir esta en términos de muerte genética. En este caso podemos medir la cantidad de individuos que proporcionalmente mueren genéticamente por selección natural. Este valor se denomina coeficiente de selección o coeficiente darwinismo (S) es muy fácil de calcular si tenemos W.

Si un homocigoto dominante deja un 80% de descendientes a la siguiente generación, el 20% restante muere por causa de su genotipo, ya sea porque son estériles, porque murieron físicamente, etc. Por consiguiente, $S = 1 - W$, es

decir, el complemento de W . Debemos recalcar que pueden morir más individuos, pero de ellos solo el 20% será por causa de su genotipo.

Un carácter interesante es la acondroplasia, que da los enanos de extremidades cortas. Este es un carácter hereditario dominante letal en homocigosis. Su valor adaptativo es 0,2, lo que significa que por cada 100 descendientes que dejan las personas de constitución normal (cc), los enanos (Cc) solo dejan el 20% de sus descendientes. El coeficiente de selección para la acondroplasia en Europa es del 80%. Quiere esto decir que el 80% de los enanos acondroplásicos se mueren, pero aquí se trata de muertes genéticas, no físicas. Realmente lo que sucede es que en Europa, los enanos no encuentran pareja, no se pueden casar y, por ello, no tienen hijo. Pero esto no tiene que hacer así necesariamente en todas las poblaciones; en otros lugares del mundo, el valor adaptativo de los enanos acondroplásicos bien podría ser otro, al no existir perjuicios al no casarse con ellos.

En el caso de la anemia falciforme, cuando tomamos como genotipo patrón el genotipo normal (AA) el W del heterocigoto (Aa) da 1,26. La situación sería la siguiente: el homocigoto normal AA tendrían un $W = 1$, el heterocigoto Aa un $W = 1,26$ y el homocigoto aa con la anemia falciforme, un $W = 0$, ya que estos mueren alrededor de los cuatro años y no dejan descendientes. Por cada 100 descendientes que deja un individuo con hemoglobina normal, un heterocigoto para la anemia falciforme deja 126. Esto explica el por qué, a pesar de la anomalía que es letal en homocigosis, esta enfermedad persiste en la población.

Los ejemplos anteriores ilustran un principio básico en relación con los valores adaptativos, ellos cambian en dependencia de las condiciones ambientales (para el caso de los enanos es el ambiente social el que cambia. No son valores fijos para ninguna localidad o tiempo dado, lo cual resulta lógico, ya que la supervivencia y reproducción (lo que está midiendo W) están correlacionados con el ambiente local y sus cambios temporales. Incluso un alelo aparentemente perjudicial como el que codifica para la hemoglobina falciforme puede ser ventajoso para determinadas condiciones, por tanto puede elevar su frecuencia.

Como resultado de lo anterior, un alelo puede aumentar su frecuencia en algunas localidades y declinar en otras; o su frecuencia pueden fluctuar con las fluctuaciones del. Por consiguiente, los cambios en la frecuencia génica están determinados por las condiciones ambientales inmediatas y no pueden estar influenciadas por condiciones ambientales futuras. Por esta razón se plantea que en la evolución no existe una meta, una finalidad, ni tampoco una dirección predestinada. Por otra parte, muchas características que pudieran ser buenas para la especie (como aquellas que mantienen la variación genética que se necesita para responder a cambios en el ambiente), no evolucionan si no resultan beneficiosas para los individuos que las portan.

La relación entre valor adaptativo y variabilidad genética de la población, está dada por el hecho de que el valor de incremento a la población hasta alcanzar una tasa que es proporcional a la variabilidad genética de la población.

En otras palabras, a mayor variabilidad genética sobre la cual la selección pueda actuar para mejorar el valor adaptativo, mayor será la mejora en el valor adaptativo. Este principio formulado en términos matemáticos, es el teorema fundamental de la selección natural de Fisher.

En términos evolutivos, si una población es sometida a un cambio ambiental, pero caso todos sus loci están en condición homocigótica, la selección para adaptar el valor adaptativo y adecuarlo a las nuevas condiciones, tendrá muy poco efecto y no se producirá ningún cambio considerable.

Cuando un alelo presenta pleiotropía, algunas de sus características fenotípicas pueden ser desventajosas.

Un individuo portador del alelo A puede tener una ventaja selectiva sobre un individuo portador del alelo a, en lo que concierne a un carácter, pero puede ser inferior con respecto a otro carácter. Bajo estas condiciones, el valor adaptativo relativo del genotipo heterocigoto Aa dependerá de su comportamiento o desarrollo neto general. Si el alelo A tiene una superioridad

neta sobre el a, el primer alelo aumentará en frecuencia en la población, independientemente de sus efectos perjudiciales laterales.

CARACTERES Y SU VALOR ADAPTATIVO.

Todos los caracteres de un individuo no contribuyen por igual a su valor adaptativo. Los caracteres componentes del valor adaptativo son:

En la etapa del cigoto:	Desarrollo embrionario.
En etapas tempranas del desarrollo:	Supervivencia hasta la madurez y tasa de desarrollo.
En la etapa adulta:	Viabilidad o supervivencia, habilidad competitiva, longevidad, habilidad reproductiva, fecundidad (cantidad de gametos), fertilidad por edad y fertilidad total.
En la etapa de gameto:	Segregación distorsionada (solo determinados alelos pasan a los gametos viables) competencia entre gametos).

El valor adaptativo puede medirse utilizando algunos de estos componentes; los más utilizados son la variabilidad y la fertilidad.

Algunos caracteres, denominados caracteres periféricos del valor adaptativo, influyen en él pero no de manera marcada como los anteriores. Tal es el caso, por ejemplo, del tamaño del cuerpo.

Algunos caracteres, denominados caracteres periféricos del valor adaptativo, influyen en él pero no de manera marcada como los anteriores. Tal es el caso, por ejemplo, del tamaño del cuerpo.

Otros caracteres no parecen influir en absoluto el valor adaptativo y son conceptuales como caracteres neutrales. Este es el caso, por ejemplo, de muchos rasgos faciales en el hombre, como lóbulos adheridos de las orejas, hoyos de las mejillas, etcétera.

Muchos estudios han demostrado la selección en la naturaleza, pero muy pocos de estos estudios han medido el valor adaptativo de por vida (total), separando la selección directa que actúa sobre un carácter de la selección indirecta sobre caracteres correlacionados o identificando los agentes selectivos. La primera deficiencia puede ser superada solamente por estudios de campo de larga duración. La selección directa paralela a un aumento de un valor de carácter (por ejemplo, magnitud de un carácter cuantitativo) resulta de una relación positiva entre ese carácter y el valor adaptativo, siempre que otros caracteres correlacionados se mantengan constantes. Un carácter sometido a selección directa puede ser llamado objetivo de selección.

La selección total que actúa sobre un carácter es la suma de la selección directa e indirecta.

La identificación de los agentes selectivos pueden ser facilitadas si se divide el valor adaptativo de por vida en componentes con significado biológico (ejemplo: ciclo de vida, acceso a las hembras, éxito en la inseminación) que pueden ser más fácilmente asociadas con los agentes selectivos responsables de las diferencias en el valor adaptativo (ejemplos: depredación, competencia entre machos, selección de la hembra). Por consiguiente, mediante la estimación de tantos componentes del valor adaptativo como sea posible durante el ciclo de vida de un organismo y relacionado la variación en estos componentes el valor adaptativo con numerosos caracteres simultáneamente, pueden, en muchas ocasiones, ser identificados los agentes específicos que causan la selección directa en los caracteres individuales hacia los que va dirigida dicha selección.

MODOS DE ACCIÓN DE LA SELECCIÓN NATURAL.

La selección natural dentro de una población puede operar de tres formas diferentes: estabilizantes, direccional o diversificadora. Estos términos se refieren a los actos discriminativos de mantener o eliminar fenotipos como progenitores de la próxima generación.

En la figura 12.7 se ilustra estos tres tipos básicos de selección natural, en término de sus direcciones de acción sobre el grupo de fenotipos existentes. Se representa la variación de un carácter cuantitativo hipotético.

El análisis de la figura revela en esencia la acción de cada uno de los tipos de selección: la estabilizante mantiene el valor promedio del carácter seleccionado, al direccional cambia dicho valor promedio del carácter seleccionado, la direccional cambia dicho valor, y la diversificadota lo diferencia en varios valores.

SELECCIÓN NATURAL ESTABILIZANTE.

La selección natural estabilizante es aquella cuya acción mantiene la población con una estructura genética constante, al encontrarse esta en un ambiente relativamente homogéneo.

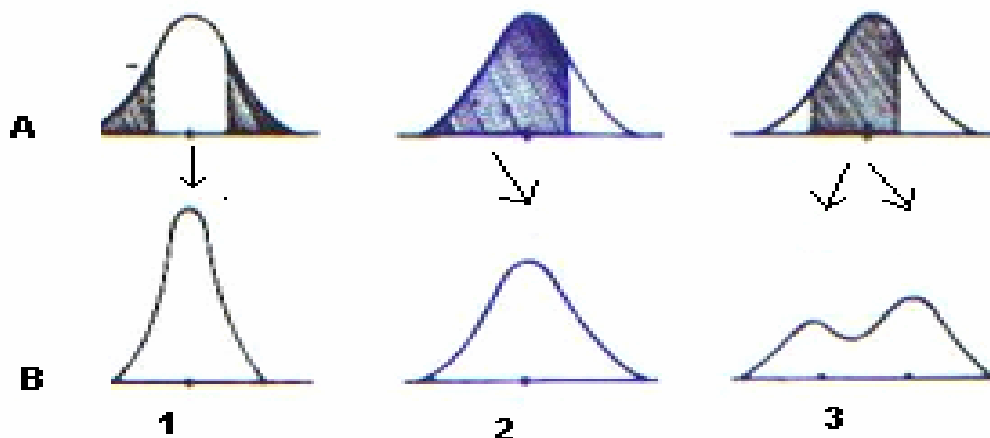


Fig. 12.7 Tres tipos básicos de selección natural, ilustrados para un carácter cuantitativo con distribución normal. A, población donde ocurre la selección natural. B, población de descendientes. La parte sombreada representa los individuos eliminados por la selección: 1, selección estabilizante; 2, selección direccional; 3, selección diversificadota. La pequeña línea vertical representa la medida de la población.

su ambiente. A través de la historia de la población, la selección natural actúa de forma continua para preservar aquellos genotipos que producen los fenotipos mejor adaptados al conjunto de condiciones ambientales prevaecientes en cualquier momento particular. Si una población vive en un

ambiente relativamente homogéneo durante varias generaciones, puede tener oportunidad de alcanzar el nivel más alto de adaptación. Si esto se logra la variación genética tiende a estabilizarse pues las frecuencias génicas, en la mayoría de los loci, llegan a estar cerca de sus valores de equilibrio.

Pero la selección no cesa en ese punto, sino que asume un papel estabilizador, ya que la tendencia es la mantener los valores de equilibrio. Esto significa que en un cierto ensamblaje de genotipos bien adaptados denominado norma adaptativa es preservado de generación en generación, mientras que aquellos que desvían de esta norma son más susceptibles de ser eliminados con cada nuevo ciclo de selección estabilizante.

La eliminación de los fenotipos extremos o fenosdesviados, ha sido observada de manera reiterada en las poblaciones naturales. Estas observaciones revelan que son, por lo general las formas situadas en cualquier extremo de la escala de un carácter métrico, las más desfavorecidas. Un ejemplo clásico es el de los gorriones encontrado por un naturalista hace más de 60 años, indefensos durante una severa tormenta de nieve. El investigador aprovechó tal situación para estudiar la supervivencia diferencial del grupo. Aproximadamente la mitad de los pájaros que colectó y llevó al laboratorio murieron, mientras que la otra mitad, sobrevivió. Se hicieron muchas mediciones de varios caracteres morfológico y se descubrió que los caracteres de los sobrevivientes se conformaban a la medida de la especie y que los pájaros que murieron mostraron una mayor o menor expresión de los caracteres estudiados. Igualmente la selección ocurre para plantas que germinan o florecen muy temprano o muy tarde en relación con la temporada óptima.

Una consecuencia de la selección estabilizadora es, a veces, una disminución en la varianza del carácter sin un cambio concomitante en la medida. La variación se estrecha cuando la selección para el promedio es la que ocurre y también si una población en un estado balanceado, es súbitamente sujeta a una selección estabilizadora más intensa. Sin embargo, cuando existe un equilibrio entre la pérdida y la producción de los desviados, se supone que

haya un patrón estable durante generaciones. En cualquier caso, la media del carácter se supone inalterada cuando los individuos promedios son continuamente preferidos.

La selección estabilizante permite la supervivencia y reproducción de los fenotipos óptimos, a través de los mecanismos: el primero, la selección estabilizante normalizadora, mantiene la norma adaptativa mediante la eliminación de los genotipos variantes e extremos, que es el caso de los ejemplos antes discutidos; el segundo, la selección estabilizante canalizadora, favorece los genotipo que regulan los sistemas de desarrollo con un alto grado de canalización y, por lo tanto, son muy pocos sensibles a las variaciones ambientales y las nuevas mutaciones de pequeño efecto.

Ambos tipos de selección, por supuesto, actúan siempre juntos. En el ejemplo de los pesos al nacer en la especie humana, la selección normalizadora elimina los genotipos que producen pesos extremos con relación a la media de la población. En este mismo ejemplo, la selección canalizadora elimina todos aquellos genotipos susceptibles de desviarse con facilidad del peso óptimo al nacer ante cualquier cambio ambiental.

SELECCIÓN NATURAL DIVERSIFICADORA.

La selección natural diversificadora se refiere al tipo de selección natural que actúa en polimorfismos y caracteres cuantitativos, la que favorece diferentes morfos o normas adaptativas respectivamente, en un ambiente permanentemente heterogéneo, espacial o temporalmente; como consecuencia se mantiene la diversidad genética.

Cuando el ambiente es heterogéneo, presenta "parches" (microhábitat), espaciales o temporales, a los que está adaptados los diferentes grupos (morfos o normas adaptativas) de la población, y en donde realizan diferentes nichos. El polimorfismo se mantiene si ocurre intercambio genético entre los grupos. La eficacia de este tipo de selección dependerá de:

- 1- El grado de divergencia de las fuerzas selectivas dentro de cada "parche" o microhábitat.

- 2- Intensidad de intercambio genético entre "parches".
- 3- Grado de panmixia de la acción de la selección natural.
- 4- Subdivisión del ambiente en relación con la movilidad individual.

Con relación a la movilidad de los individuos, los ambientes heterogéneos pueden ser toscos o finos

Un ambiente se considera tosco, cuando sus divisiones espaciales o temporales son lo suficientemente extensas o prolongadas en relación con la movilidad del individuo, de tal modo que este pasa en ellos toda su existencia. El ambiente se considera fino, si el individuo encuentra muchas de dichas divisiones durante toda su existencia a consecuencia de su gran movilidad.

La existencia de ambientes toscos y finos, implica la existencia de estrategias diferentes para hacerles frente. De forma general, en un ambiente fino, la estrategia óptima es la de producir un genotipo promedio óptimo que se adapte a todas las divisiones del ambiente por la que pasan los individuos con dicho genotipo. En un ambiente tosco, por el contrario, como grupos de individuos permanecen por largo tiempo en las diversas divisiones del ambiente, la estrategia óptima es la multiplicidad de genotipos constituye el polimorfismo genético.

A la selección diversificadora, cuando actúa en un ambiente espacialmente heterogéneo, se le denomina disruptiva y cuando actúa en un ambiente temporalmente heterogéneo, se le denomina estacional. Por supuesto, lo más probable es que ambos tipos actúen siempre juntos, pero la consecuencia es siempre el mantenimiento de la variabilidad genética de la población.

Donde mejor se observa la selección disruptiva es en los organismos con coloraciones crípticas y miméticas. Especies de amplia distribución a menudo presentan una amplia variedad de morfos de color que se asemejan a diferentes sustratos, de modo que en casi todas las situaciones, una cierta fracción de la especie está crípticamente coloreada.

Si la selección estacional en ocasiones alterna sus efectos sobre los genotipos, de manera que en una estación favorece un homocigoto, se puede mantener un polimorfismo genético por este solo hecho. La condición esencial aquí es que el cambio selectivo sea lo suficientemente frecuente de modo que se impida la pérdida de alelos durante los períodos de bajo valor adaptativo. Esta pérdida depende también por supuesto, del tamaño de la población, la intensidad de la selección y el ligamiento de los loci. La selección estacional se detecta mejor cuando el efecto de la selección contra un genotipo determinado dura varias generaciones. Donde las ventajas selectivas oscila más rápidamente que el intervalo generacional de la especie, este tipo de selección es difícil de detectar a causa de que no existe una oscilación temporal significativa en la frecuencia genética global, aunque puedan haber diferencias en frecuencias génicas entre individuos de distintas edades o sexos, lo que da lugar a la denominada selección cíclica.

DERIVA GENÉTICA.

CONCEPTO Y EFECTOS DE LA DERIVA GENÉTICA.

Lo que una generación con la otra, en los organismos de reproducción sexual, son los gametos reproducidos por los padres. Si en la generación parental existen N individuos, la generación de los descendientes se formará por $2N$ gametos. Estos gametos se representan necesariamente todo el acervo de genes o genofondo de la generación parental; esto solo es cierto cuando N es infinita.

Cuando N es una cantidad infinita, los gametos únicamente constituyen una muestra del acervo de genes parentales, la cual es más representativa, cuanto mayor sea la cantidad de parentales y menos representativa, cuanto menos sea dicha cantidad.

El fenómeno de la deriva genética precisamente se refiere a las fluctuaciones al azar que sufren las secuencias génicas de generación en generación, dentro de las poblaciones. En cada generación, los gametos que se transmiten de padres a descendientes, llevan una cantidad de alelos en cada locus, como A

y a para un locus dado, la cual no tiene que ser necesariamente igual en cada generación; esta cantidad fluctúa al azar entre generaciones y esas fluctuaciones es a lo que denominados deriva genética.

La magnitud de las fluctuaciones al azar de las frecuencias génicas; como ya se ha señalado depende del tamaño de la población. En poblaciones muy grandes, dichas fluctuaciones son muy pequeñas; pero en poblaciones muy pequeñas, las fluctuaciones son muy grandes. Mediante un ejemplo aclaramos lo planteado. Sea una población grande de 1 000 individuos con 250 individuos de genotipo AA, 500 Aa y 250 aa y una población, con 6 AA, 12 Aa y 6aa. La frecuencia del alelo a en ambas poblaciones es 0,5 y ambos alelos tienen igual valor adaptativo.

Asumamos ahora que por algún proceso puramente casual, en ambas poblaciones perecen seis individuos AA y 12 individuos Aa.

¿Cuáles son las consecuencias de esta hecho para la estructura genética de la población en la siguiente generación?

En la pequeña población, el accidente provoca la extinción del alelo A, de tal modo que su frecuencia fluctúa de 0,5, en la generación parental a cero en la nueva generación. Por el contrario, el alelo a fluctuó de 1,0 en la nueva generación, es decir, todos los descendientes aa. En la gran población, por el contrario, la frecuencia del alelo a solo incrementó el valor 0.503 en la nueva generación, es decir, una fluctuación de + 0,03 con respecto a la original. Así, es poblaciones pequeñas las fluctuaciones de las frecuencias génicas (deriva genética) son muy grandes y tienden a la pérdida (caso del alelo A) o fijación (caso del alelo a) de los alelos. En las grandes poblaciones fluctuaciones son despreciables.

Como en naturaleza las especies forman diferentes poblaciones y muchas de ellas o todas son de pequeño tamaño, la fijación y la pérdida de alelos, por ser un proceso aleatorio, se lleva a cabo de manera diferente en cada población. El resultado final es que la especie está formada por diferentes

poblaciones monomórficas, homocigóticas para diferentes alelos. Como lo mismo sucede para otros loci; el efecto genético de la deriva genética, puede conducir rápidamente a la fijación de las diferentes combinaciones de genes, distinta en cada población y todo ello por azar. Así una población podría haber fijado la combinación $A_1 A_1 B_2 B_2 C_3 C_3$; otra $A_2 A_2 B_3 B_3 C_1 C_1$ y otras aabbcc.

En la especie humana pueden darse casos de pequeñas coloraciones aisladas, pero por razones más bien culturales que biológicas. Algunas sectas religiosas o grupos, constituyen ejemplos típicos de esta situación. Dichos grupos generalmente están formados por pocos individuos y no se casan con individuos que no sean de su propia religión o raza. En tales casos, el pequeño grupo aislado difiere abrupta y marcadamente del resto de la comunidad en muchos de sus caracteres hereditarios, lo que contrasta con los cambios graduales que presenta la gran población que le rodea.

Entre los caracteres escogidos para estudiar dichos cambios abruptos en las pequeñas poblaciones humanas, los grupos sanguíneos han resultado los mejores y entre ellos, el sistema ABO, con los alelos 1^A , 1^B e 1^O y los fenotipos A,B,AB y O. Estos alelos sufren un cambio gradual de frecuencia a través de Eurasia, referido básicamente a las grandes poblaciones con reproducción no restringida que se dan en ese continente. Una situación muy diferente se da para los mismos alelos, en pequeños grupos étnicos aislados; por ejemplo, un pequeño grupo de esquimales, formado por cerca de 270 individuos, vivió en completo aislamiento durante varias generaciones en el norte de Groenlandia y se encontró que diferían marcadamente en cuanto a la frecuencia de los alelos del sistema ABO, del resto de los esquimales. Especialmente el alelo 1^A había bajado grandemente su frecuencia, aumentando la del alelo 1^B .

Ciertas anomalías hereditarias también se presentan en alta frecuencia en pequeñas poblaciones humanas, producto con toda seguridad de la deriva genética; entre ellas se encuentra la Porfiria en Suecia y Sudáfrica; la tirosinemia en Québec, Canadá; la enfermedad de Tay Sachs, en judíos del este de Europa y la hemoglobina S en los negros de Maryland, EE.UU.

Un ejemplo extremo del efecto "cuello de botella" se da en el elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*). Esta especie fue reducida por la caza indiscriminada a cerca de 20 animales, por el año 1890; desde entonces la población ah crecido hasta más de 30 000 ejemplares. En el tamaño poblacional efectivo, en aquel entonces, debió de haber sido incluso menor de 20 en el decline de la población, debido a que en esta especie hay poliginia; menos de 20% de los machos se aparean con todas las hembras. Entre las especies que han analizadas desde el punto de vista de la variación electroforética, el elefante marino del norte es único dado que no se encontró variación genética en lo absoluto, después de estudiar electroforéticamente 24 loci. En el elefante marino del sur (*M. Leonina*) sí se ha observado variación genética, pero esta especie nunca se ha visto severamente reducida en el número de individuos.

EFEECTO EVOLUTIVO DE LA DERIVA GENÉTICA.

De todo lo anteriormente planteado acerca de la deriva genética, se deduce que ella puede desempeñar un papel negativo o positivo en las poblaciones de los organismos.

Tratándose de caracteres con valor de supervivencia para la especie, el papel negativo de la deriva genética se refleja en el hecho de que muchos de los genes de tales caracteres en pequeñas poblaciones, pueden ser perdidos por azar, lo cual compromete grandemente la supervivencia de la población. En este aspecto la deriva genética, como la selección natural, reduce la variación de las poblaciones, pero a diferencia de aquella, sus consecuencias son imprescindibles y negativas.

El papel positivo de la deriva genética, está en el hecho de que en acción conjunta con al selección natural, puede facilitar de forma rápida la formación de nuevas combinaciones de genes. Por ejemplo, de una población grande, donde la condición genética óptima fuera aaBBccDD, sólo puede llegarse por medio de la selección natural, que favorecía a los alelos a, B, c y D y eliminaría los alelos A, b, C y d. En términos de muertes genéticas, esto resulta muy

costoso para la población y en términos de generaciones, sería un proceso muy lento.

En poblaciones pequeñas donde, además, tiene lugar el proceso aleatorio de la deriva, que tiene precisamente a fijar alelos, es decir, a hacerlos homocigóticos independientemente de su valor selectivo, puede ocurrir por azar la fijación del genotipo aaBBccDD en pocas generaciones y con pocas muertes genéticas. Tal genotipo sería preservado inmediatamente por selección natural y así la población sería llevada hacia una nueva adaptación, de forma rápida por la selección conjunta de la deriva genética y la selección natural.

En términos numéricos en 1 000 poblaciones y de 1 000 individuos cada una, la probabilidad de que una de tales poblaciones, alcance un nuevo nivel de adaptación por deriva genética, y selección natural es un millón de veces mayor, que en una sola población de un millón de individuos.

Algunos autores opinan que la selección natural es tan efectiva en el control de las frecuencias génicas, que los efectos evolutivos de la deriva genética son insignificantes en las poblaciones naturales. Otros autores señalan que en determinados casos, la deriva genética puede ser una fuerza evolutiva lo suficientemente fuerte, como para fijar genes, aún algunos con efectos deletéreos. Otros enfatizan que el hecho de la selección natural y la deriva genética son fuerzas interactuantes cuyo predominio depende de determinadas circunstancias. Esta es la idea básica que hemos desarrollado aquí, aunque todavía queda mucho por investigar para tomar algún criterio como definitivo.

CONCEPTO Y PROPIEDADES DE LAS ESPECIES.

CONCEPTO TIPOLOGICO DE ESPECIE.

Para clasificar las especies, los primeros taxónomos se basaban fundamentalmente en la morfología, ya que ellos recibían un material colectado fuera de los gabinetes de los museos y muy pocas veces medían procesos fisiológicos o salían al campo estudiar los hábitos y las conductas y la

conducta de las especies. De acuerdo con este método, el criterio utilizado para definir una especie y para diferenciarla era uno morfológico. El concepto de especie que tiene por base la morfología, es el concepto tipológico o morfológico de especie y una especie descrita bajo tal criterio es una morfoespecie.

Bajo este criterio, los individuos de una especie eran considerados relativamente uniformes en sus características anatómicas y perfectamente separables de otras especies. Desde el mismo momento de su origen, han mantenido constante sus caracteres en el espacio y en el tiempo solo han variado dentro de límites muy estrechos.

Como todos los individuos estaban formados debajo una misma unidad de plan con escasa variación, se utilizaba un único ejemplar para representar las características esenciales de la especie. Este individuo patrón es el denominado holotipo (de aquí, el concepto tipológico de especie).

Descripciones de algunos holotipos de algunas especies animales cubanas, se encuentran en el libro del naturalista Ramón de la Sagra (1798 – 1871) del año 1872 Historia Física, política y natural de la Isla de Cuba, donde hay muchas páginas dedicadas a la descripción en detalle de un individuo considerado como el holotipo de una especie determinada, como por ejemplo, la jicotea. En este libro se clasifica la jicotea hembra como una especie, los machos mecanizados se consideran otra especie y al macho no mecanizado se describe como una tercera especie. Toda esta clasificación estaba basada solamente en la morfología externa del animal y en unos pocos individuos.

El criterio morfológico de especie se basa en el estudio de individuos y se ignora por completo la variabilidad entre estos, porque se supone que la especie debe ser igual al holotipo. Si algún individuo se apartaba mucho del holotipo, se clasificaba como una especie aparte.

Con el avance y el progreso científico se comienza a descubrir una serie de fenómenos que invalidan el criterio morfológico como el único para definir la especie.

Primeramente, tuvo lugar el descubrimiento de las especies gemelas, idénticas morfológicamente. Si el criterio fundamental para diferenciar las especies eran los caracteres morfológicos, y se encontraban que había especies morfológicamente idénticas ya ese criterio no podía sostenerse. Las especies gemelas solo se diferencian en detalles muy sutiles de su anatomía; sin embargo, presentan grandes diferencias en su fisiología, ecología, cariotipo y morfología; sin embargo, presentan grandes diferencias en su fisiología, ecología, cariotipo y conducta.

En segundo lugar se descubrieron las especies poliploides y partenogenéticas. Cuando se desarrollaron las técnicas citogenéticas que muchos organismos, sobre todo plantas, peces e invertebrados, tenían formas poliploides que se comportaban totalmente diferentes en cuanto a su ecología, fisiología, etc, a las formas diploides, aunque morfológicamente eran muy similares. También se observó esto en las especies partenogenéticas de reproducción asexual, que morfológicamente eran idénticas a las de la reproducción sexual.

Además estaba el hecho de las variaciones individuales. Trabajando con pocos ejemplares de museo, no era posible que el sistemático tipólogo se diera cuenta de una enorme variabilidad que puede existir en las poblaciones naturales. Cuando cambió el interés del individuo a la población, se descubrió una variabilidad individual enorme dentro de las poblaciones entre ellas. Se encontraron variaciones de origen genético otras motivadas por el sexo (dimorfismo sexual), por el envejecimiento del individuo, por las condiciones ecológicas, por la condición social y por los traumas.

Aplicando solamente el criterio morfológico de especie, se describieron como especies distintas, machos y hembras, variaciones genéticas de la coloración, así como formas juveniles y adultas de la misma especie.

El problema mayor se presentó con la existencia de las razas geográficas, es decir, con poblaciones de individuos que diferían según su localidad geográfica (variación interpoblacional).

Existen todos los grados de distinción morfológica entre los grupos de especies a fines. Se puede formar una serie de especie empezando con buenas especies muy distintas en el aspecto morfológico y terminando con otras que no pueden distinguirse morfológicamente. (Fig.12.8)

Todos estos descubrimientos demostraron que el criterio morfológico no puede ser el único que se puede utilizar a la hora de definir y diferenciar una especie. No obstante, la especie morfológica fue y seguirá siendo un método muy útil para catalogar la enorme variedad de organismo que existe en la Tierra.

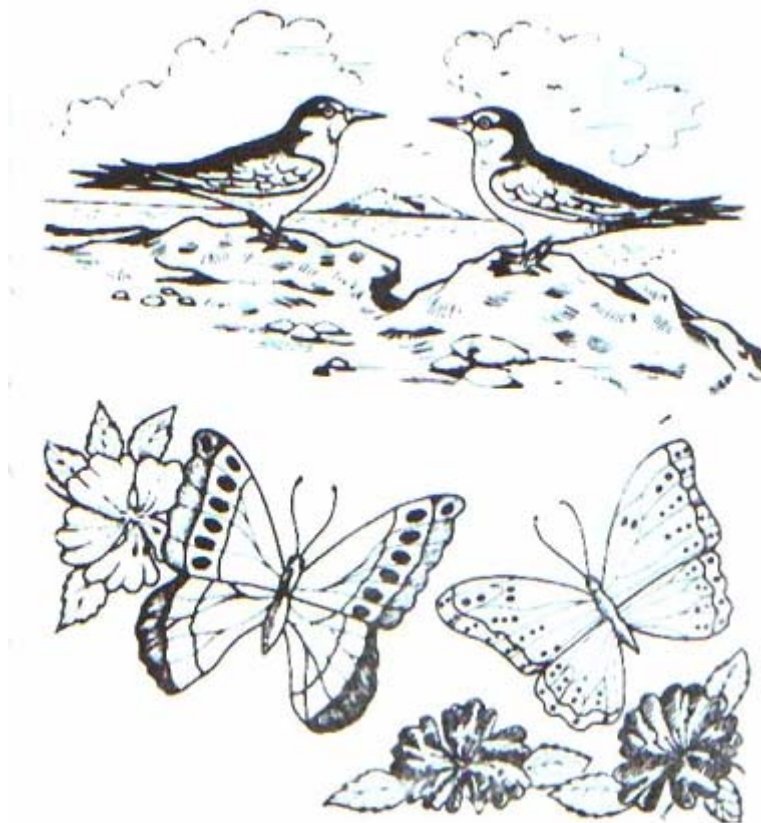


Fig. 12.8: Las semejanzas morfológicas entre especies del mismo género van desde pequeñas diferencias (arriba) hasta diferenciaciones muy marcadas (abajo). Arriba se presentan dos especies de gaviotas conocidas como monjas y abajo dos especies de mariposas del género *Anetia*

Lo primero que debe hacer el taxonomista es investigar el enorme número de especie que existe; pero casi siempre resulta que para llevar a cabo esta labor, solo dispone de unos pocos ejemplares conservados o sus equivalentes (moldes, descripciones, ilustraciones, etc), por lo que, por pura necesidad, su descripción debe ser morfológica. Al menos las tres cuartas partes del millón de especies conocidas, han sido clasificadas solo a partir del material conservado, y son por lo tanto, morfoespecies. Así, pues, la especie morfológica seguirá siendo el recurso más útil, cuando se quiera tener un catálogo de las especies de un museo, una región o un país: pero cuando se quiera realmente un cuadro más objetivo de las especies, se tendrá siempre presente que este no debe ser el único criterio a considerar por las razones que ya se han señalado.

POBLACIÓN Y ÁREA DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA.

Se define la población como un grupo de individuos de la misma especie, relacionados entre sí espacial y temporalmente. Dentro de las poblaciones pueden existir, a su vez, agrupaciones menores, como demos, colonias, grupos familiares, etcétera.

Todas las especies existen en la naturaleza en forma de unidades discretas, que son precisamente las poblaciones. A veces estas son fáciles de delimitar, como en el caso de una especie de caracol cuyas poblaciones se encuentran limitadas a las playas arenosas. Siguiendo la línea de la costa que puede apreciar que las poblaciones están separadas por las zonas rocosas del litoral. Pero a veces no es tan fácil de delimitar las poblaciones, como sucede, por ejemplo, con las poblaciones de pinos que ocupan varios kilómetros de forma continua.

Una especie puede estar constituida por una sola población, pequeña o grande en número de individuos y estar confinada a un área determinada, también pequeña o grande; o, por el contrario, puede poseer muchas poblaciones, algunas grandes y otras pequeñas numéricamente y en este caso ocupar un área geográfica relativamente grande. Entre nuestras jutías, por ejemplo, se dan ambos casos. La jutía rata (*Capromys auritas*) forma una sola

y pequeña población, confinada a cayo Fragoso, Archipiégalo de Sabana. En cambio, la jutía conga (*Capromys pilorides*) posee innumerables poblaciones, grandes y pequeñas, por todo nuestro archipiégalo.

Todas las zonas geográficas ocupadas por las poblaciones de una misma especie, es lo que se denomina área de distribución geográfica, la cual puede ser continua o discontinua.

La extinción del área de distribución geográfica de cualquier especie, depende de los siguientes factores:

- 1- El sistema de apareamiento (si la reproducción es asexual o sexual, fundamentalmente).
- 2- La movilidad o facilidad de dispersión de la especie, la cual puede ser activa (movilidad de los propios individuos) o pasiva (transporte por el viento, agua y otros agentes).
- 3- La distribución de las condiciones ecológicas (alimento, temperatura, humedad, etc), pues cuando son favorables hacen posible la vida de las especies, pero actúan como barreras de la expansión del área, cuando estas no existen en las zonas vecinas.
- 4- La naturaleza de las barreras geográficas que limitan la expansión del área (océanos, corrientes marinas, montañas, ríos, lagos desiertos, etcétera).
- 5- La conducta de la especie (solo para animales), ya que existen especies filopátricas, o sea, que son adictas a las zonas donde nacieron, por lo que se dispersan poco.

El área de distribución geográfica de una especie dinámica, cambia continuamente, especialmente en los tiempos actuales por la actividad humana.

Teniendo en cuenta el área de distribución de las especies y que su relación está dada porque pertenecen al mismo género o familia, se distinguen tres tipos de especies fundamentales: las alopátricas, las simpátricas y las sintónicas o simpátricas bióticas.

Especies alopátricas: Son aquellas áreas de distribución geográfica que no se superponen. Estas áreas de distribución no superpuestas, se denominan contiguas cuando están situadas una al lado de otra (especies parapátricas) o disyuntas, si están separadas por un área amplia donde no viven las especies. Nuestra flora y fauna están llenas de ejemplos de especies emparentadas que viven alopátricamente.

Entre las plantas, los denominados magueyes (género *Agave*) constituyen un buen ejemplo de especies alopátricas. Estas plantas están confinadas a los paredones escarpados de roca caliza que abundan en nuestro territorio; en la región occidental existen tres especies alopátricas, cada una de ellas confinada a un sistema montañoso determinado. Una situación similar y en la misma región se da para las especies de cactus determinadas aguacate cimarrón o pitahaya (género *Leptocereus*), con cuatro especies alopátricas.

Entre los moluscos terrestres del género *Liguus*, existen las especies alopátricas *L.vittatus* de la región oriental *L. flamelus* de Pinar del Río.

Especies simpátricas: Son aquellas que superponen total o parcialmente sus áreas de distribución geográfica y que en la zona de ocupan diferentes hábitat. Es decir, aunque estas especies viven en una misma especie geográfica, siempre se encuentran en lugares con un determinado conjunto de condiciones ecológicas diferentes, que solo se presentan en zonas dentro del área y que constituyen el hábitat específico de la especie.

Un buen ejemplo de especies simpátricas lo constituyen los cocodrilos de la Ciénaga de Zapata. Aquí viven dos especie: el cocodrilo cubano (*Cocodylus rhombifer*), y el cocodrilo americano (*C. acutus*). Estas especies son simpátricas, porque superponen sus áreas de distribución. Sin embargo, el cocodrilo cubano, por lo general viven en el interior de la ciénaga, en aguas dulces, mientras que el cocodrilo americano tiende a ir hacia las costas con aguas salobres; es decir, existen diferencias en cuanto a los habitas de preferencia de estas especies.

Especies sintónicas o simpátricas o bióticas: Son aquellas especies relacionadas que al igual que las simpátricas, superponen total o parcialmente sus áreas de distribución geográfica. Por esta razón muchos autores nombran simpátricas o ambos tipos de especies y diferencian a las que viven en hábitat distintos, simpátricas adyacentes. Sin embargo, a diferencia de las simpátricas, las especies sintónicas ocupan el mismo hábitat y se distinguen por sus nichos ecológicos.

Como ejemplo de especies sintónicas se pueden citar los innumerables casos de especies de plantas relacionadas que crecen una junto a otra en el mismo hábitat y el de las especies de invertebrados marinos que se encuentran juntos en el mismo tipo de fondo. Este último es el caso de las jaibas de nuestras costas (género *Callinectes*); en determinadas lagunas costeras salobres pueden encontrarse juntas hasta cuatro especies diferentes de este crustáceo.

CONCEPTO BIOLÓGICO DE ESPECIE.

Los procesos de las ciencias biológicas hicieron necesaria la revisión del concepto de especie, ya que se encontraban demasiadas excepciones al criterio tipológico de especie tradicionalmente usado. En la actualidad, los biólogos en general y los taxónomos en particular, continúan trabajando con este concepto, pero las bases que se apoyan para la definición de especie han cambiado.

En primer lugar el interés ha pasado del individuo a la población. Si bien aún se describen holotipos para las nuevas especies y se siguen considerando los caracteres morfológicos, ahora la existencia de la nueva especie debe estar respaldada por una serie de ejemplares representativos de las variaciones en edad, sexo, localidad, estaciones, etc., que se dan dentro de la especie y para muchos caracteres.

En segundo lugar, el criterio básico para decir si una forma (nombre general para un grupo sin estatus taxonómicos definido) pertenece a una especie dada, ya no es morfológicos sino el reproductivo, lo que quiere decir que si dicha

nueva forma no se cruza ni en la naturaleza con la especie a la que supuestamente pertenece, ella se considera una especie distinta.

En tercer lugar, hoy en día se reconoce que las diferencias fundamentales entre especies están dadas por un acervo de genes propios (toda la información genética que codifican los caracteres) el cual está estructurado de forma diferente en cada una de ellas.

Sobre estas nuevas bases se postuló un concepto más objetivo, que la define como: grupo de poblaciones naturales, que se cruzan entre sí real o potencialmente, que comparten un acervo de genes comunes y que están aisladas reproductivamente de otros grupos similares. Este es el denominado concepto biológico de especie. Esta definición se refiere a poblaciones y no a individuos, por consiguiente, en ella se tiene en cuenta la variación individual intrapoblacional e interpoblacional y el criterio que diferencia una especie de otra, es si se cruzan o no. De aquí se deduce que este criterio es solo aplicable a las especies de reproducción sexual y, por esta razón, una especie biológica es un conjunto de poblaciones cuyos miembros están integrados por lazos de reproducción (padres) y parentesco (descendientes) lo que contrasta con las categorías supraespecíficas (géneros, especies, etc), en las que no existen tales lazos.

La definición plantea que son individuos de la misma especie aquellos que pueden cruzarse entre sí real o potencialmente. Los individuos de la misma especie se cruzan en realidad cuando ellos viven en la misma localidad; pero, ¿Cómo aplicar este criterio a individuos supuestamente de la misma especie, que viven en localidades muy distantes?

Por ejemplo, los tucororos de la Isla de la Juventud pertenecen a la misma especie que los que viven en el resto del país. Afirmamos porque potencialmente ellos podrían cruzarse, si pudieran ponerse en contacto; tal potencial de cruzamiento se debe precisamente al hecho de que comparten un acervo común de genes, que es otra de las características explicativas en la definición moderna de especie.

El acervo genético de especie es único y controla las características morfológicas, ecológicas, etológicas y ecológicas de la especie, la adapta al ambiente y, en resumen la hace ser la especie que es y no otra. Se comprende que entonces que si especies que viven en diferentes localidades poseen similares características morfológicas, fisiológicas, etológicas y ecológicas, como es el caso de los tocororos, es porque ellas deben compartir un acervo común de genes y, por consiguiente, serán potencialmente capaces de cruzarse.

La definición concluye señalando que dichos grupos de poblaciones que reconocemos como especies, están aislados reproductivamente de otros grupos similares. Este el criterio fundamental para distinguir las especies bajo el concepto biológico. Cuando diferentes formas sintónicas, simpáticas o alopátricas contiguas, no forman híbridos de forma natural, son consideradas como verdaderas especies, ya que pudiendo cruzarse no lo hacen. Una especie descrita tomando en consideración diferencias morfológicas, fisiológicas, entre otras (los aspectos de la biología de la especie), pero considerando como criterio fundamental el aislamiento reproductivo, es una bioespecie.

Por aislamiento reproductivo, los evolucionistas significan que no existe flujo genético entre las especies, no necesariamente que miembros de especies diferentes no puedan cruzarse y tener descendencia. Como la definición anterior no expresa claramente la ausencia de flujo como el criterio que define las especies, una especie puede considerarse también como un grupo de poblaciones que se cruzan real o potencialmente, pero que están genéticamente aisladas en la naturaleza de otros grupos. Según este concepto es el "vacío" genético o la presencia de mecanismos de aislamiento entre especies el núcleo de la definición.

Acabamos de señalar que cuando supuestas especies son sintónicas, simpáticas o alopátricas contiguas y no se cruzan de forma natural, se consideran verdaderas especies. Por esta razón se plantean los problemas:

- ¿Qué consideraciones hacemos cuando las supuestas especies son alopátricas disjuntas y, por consiguiente, no podemos cruzar si se cruzan o no de forma natural?
- ¿Qué criterios seguir cuando las supuestas especies se cruzan en condiciones no naturales?

La primera cuestión se responde señalando lo mismo que planteamos para el cruzamiento potencial entre las poblaciones de una misma especie. Si determinadas formas son alopátricas, pero su morfología, fisiología y ecología son muy similares (nunca serían iguales), pues no existen dos lugares idénticos en la Tierra en cuanto a condiciones ambientales), ellas deben compartir un acervo común de genes y, por consiguiente, pertenecen, por definición, a la misma especie. Casi siempre la parte que prima es el morfológico (por imposibilidad de obtener los otros) y aquellas formas alopátricas disjuntas, con más similitudes que diferencias en su morfología, se consideran de la misma especie.

Con relación a la segunda cuestión, primero se debe aclarar qué se entiende por condiciones no naturales; en este caso son aquellas producidas por la intervención humana, consciente o inconsciente, que pone frente a frente diferentes formas bajo condiciones de laboratorio, domesticación, cultivo, confinamiento o ambiental alterados por su actividad. Tales condiciones rompen los mecanismos que, como veremos más adelante, mantienen separadas las especies en la naturaleza.

Por tal razón, cualquier cruzamiento de formas supuestas o reales especies diferentes, bajo condiciones alteradas, no invalidará el hecho de que si no se cruzan de forma natural, cada una de ellas sea considerada como auténtica especie. Así, el cruce del caballo con el asno, bajo el estado de domesticación no invalida el hecho de que ambas formas sean consideradas especies distintas.

Precisamente; de tales cruzamiento no invalida el criterio biológico de especie, porque este se fundamenta en el no cruzamiento de las especies en estado no natural y no en si producen o no descendencia viable y fértil. Esto puede ocurrir o no, pero es independiente de las consideraciones sobre el criterio para distinguir especies.

A continuación se ofrece un resumen de los criterios determinantes para distinguir especies. En él, la condición simpátrica incluye también la sintonía y la alopatria adyacente.

Sea el caso de dos formas A y B que queremos definir si pertenecen o no a la misma especie. De acuerdo con lo que ya hemos tratado, como criterio para diferenciar especies y como primera aproximación, podemos fiarnos en la morfología de los individuos (que es el criterio clásico y válido hasta ciertos límites) y observar si tienen igual o desigual morfología. Después pasamos a estudiar la distribución geográfica, que es un conocimiento fundamental de acerca de la especie. Según la literatura o según lo que podamos averiguar en el campo, sabremos si las especies son simpátricas o alopátricas. Posteriormente, pasamos a analizar el tercer criterio, el biológico, es decir, si las especies se cruzan o no en la naturaleza. Si son de igual morfología simpátricas y se cruzan, ello implica que son individuos de la misma especie. Si son morfológicamente iguales y simpátricas pero no se cruzan de forma natural, llegamos a la conclusión de que son diferentes especies. Esto contradice el criterio tipológico, pero serían las ya conocidas especie gemela. También tenemos el caso de las especies que tiene morfología, son alopátricas y se cruzan, que constituyen una misma especie. Ello puede probarse de varias maneras. Si se trata de plantas pueden llevarse a un invernadero y procurando obtener las condiciones más naturales posibles, podemos ver si se cruzan o no. Con los animales también se puede hacer esto, pero hay que tener más cuidado, ya que es mayor su sensibilidad a los cambios por traslados, crianzas artificiales, etc. Si en este mismo caso (especies alopátricas de igual morfología) no se cruzan en el laboratorio, entonces podemos afirmar que se trata de especies diferentes, denominadas especies gemelas.

Si los organismos tienen diferente morfología y son simpátricos, pueden ser que se crucen o no. Si lo hacen, son individuos de la misma especie. La diferencia morfológica se puede explicar por el polimorfismo genético, las diferencias en el sexo, la edad, la estación, etc. Si son simpátricas y no se cruzan, son diferentes especies; este es el caso más común.

Cuando organismos desiguales morfológicamente y alopátricos se cruzan, son de la misma especie y constituyen las llamadas subespecies o razas. Si los organismos presentan diferencias morfológicas, son alopátricos y no se cruzan, evidentemente son individuos de diferentes especies. Aquí tenemos que proceder como en el caso anterior e intentar obtener el cruzamiento en el laboratorio.

De todo el análisis anterior se deduce, que estamos ante especies diferentes si:

1. Las formas sintónicas, simpátricas o alopátricas adyacentes no se cruzan, lo que se evidencia por la existencia de híbridos.
2. Las formas alopátricas disyuntas morfológicamente muy distintas, no se cruzan bajo condiciones experimentales.

Si bien el criterio de aislamiento reproductiva (también llamado mixiológico o genético) es el básico en la actualidad para distinguir especies, a veces no se cuenta con esta información y por ello se usan criterios basados en caracteres fenotípicos, al suponer que estos reflejan diferencias genéticas entre las especies y por ende, aislamiento reproductivo. Estos criterios son los siguientes:

Morfológico (caracteres macro y microscópicos, externos e internos, biométricos y no biométricos, absolutos o relativos). Continúan siendo el más empleado en la actualidad.

- Bioquímico (antígenos, hormonas, enzimas, pigmentos). Útil especialmente para especies gemelas.
- Etológico (poses de cortejo, sonidos, construcciones). Importante en animales.

- Cariológico (poliploides, reordenaciones). En plantas, por ejemplo, todas las formas cromosómicas se consideran especies diferentes.
- Fisiológico (especificidad del parásito, tasas metabólicas, actividad eszimática), Es el menos usado.

No siempre estos criterios específicos coinciden entre sí o con el criterio mixiológico, lo que le da lugar a considerar a las especies desde dos puntos de vista:

1- Organismos diferenciados taxonómicamente sobre la base de marcadas diferencias en morfología, bioquímica, conducta, cromosomas u otros caracteres fenotípicos. Criterio objetivo de valor teórico o práctico. Considera las semejanzas entre los individuos. Representa una unidad fenotípica discreta.

2- Organismos aislados reproductivamente y formado por poblaciones que se cruzan real o potencialmente. Criterio objetivo de valor teórico considera la capacidad reproductiva entre los individuos. Representa una unidad reproductiva teórica.

El primer tipo de especie es conveniente para los procedimientos de catalogación y como primera aproximación, para dar información sobre los procesos evolutivos y la delimitación de las especies en la naturaleza.

El segundo tipo de especie conceptualmente más correcto y mucho más objetivo, ya que se utiliza el criterio fundamental del aislamiento reproductivo; no obstante, este criterio es difícil de aplicar en muchos casos, porque faltan los hechos necesarios que apoyan una decisión definitiva. Por suerte, ambos tipos de especies coinciden en la mayoría de los casos, puesto que las diferencias morfológicas marcadas de las buenas morfoespecies reflejan otras tantas diferencias genéticas entre ellas, y por tanto, el aislamiento reproductivo. En resumen, no existe una definición absoluta de especie y todos los caracteres son importantes, pero no todos tienen el mismo peso como carácter diagnóstico o como criterio de diferenciación genética (igual aislamiento reproductivo) entre especies. Por ello podemos encontrarnos tres situaciones:

- 1- Formas de diferentes morfología que no hibridizan. Aquí el criterio fenotípico es igual al criterio genético, como ocurre por ejemplo, con las especies leguminosas.
- 2- Formas de diferentes morfologías que hibridizan. En este caso el criterio fenético es desigual al criterio genético, lo que ocurre por ejemplo, en el género Rosa. Aquí se asume que la diferenciación morfológica ha ido mucho más rápido que la genética.
- 3- Formas de igual morfología que no hibridizan. Aquí tampoco coinciden ambos criterios, lo que se da por ejemplo, en el género Ranunculus. La explicación para este caso es lo contrario de la anterior.

LIMITACIONES DEL CONCEPTO BIOLÓGICO DE ESPECIE.

Todo aparece indicar que el concepto biológico de especie, como es el que abarca todas las características biológicas de la especie, es el más objetivo y el que debería ser aplicado, sin embargo, existen cuatros situaciones fundamentales en que dicho criterio no puede ser aplicado:

- 1- Falta de datos concluyentes, ya que no hay suficiente información por contarse con muy pocos datos. Es la situación más común en la mayoría de los trabajos sistemáticos.
- 2- Si los organismos que estamos clasificando se hayan en un proceso de evolución incompleta, tampoco puede aplicarse el concepto biológico de especie.
- 3- A las formas asexuales obligadas y a las especies fósiles no es posible aplicarles el criterio de aislamiento reproductivo. Por consiguiente, no queda más remedio que considerar las diferencias morfológicas exclusivamente y admitir que estas reflejan diferencias genéticas, ya que, en última instancia, la diferencia esencial es la del acervo del gene entre las especies.
- 4- Cuando la hibridación común entre grupos de especies, lo que sucede con frecuencia en plantas, tampoco puede aplicarse el concepto biológico de especie.

CONCEPTO DE ESPECIE EN LOS ORGANISMOS ASEXUALES.

El criterio biológico de especie no puede aplicarse a los organismos de reproducción asexual obligada. Entre las formas de reproducción asexual obligada están muchas especies de plantas apomícticas y de invertebrados inferiores con partenogénesis obligada. A primera vista la distinción de especies entre estas formas, puede hacerse por las diferencias morfológicas, pero como aquí también existen todos los grados de distinción morfológica entre especies relacionadas tal y como ocurre con las especies sexuales, no existe la seguridad de que la clasificación sea la más correcta. Por ejemplo, en varias especies de pequeñas polillas, algunos grupos partenogenéticos son casi imposibles de distinguir morfológicamente de las formas con reproducción sexual.

Desde el punto de vista genético, los descendientes de un individuo con reproducción asexual, comparten exactamente el mismo acervo de genes y todos están relacionados por su origen durante un número indeterminado de generaciones. Por esta razón, todos serán morfológicamente casi idénticos y el criterio morfológico puede ayudar, pero por una simple mutación, un individuo y sus descendientes se diferenciarán morfológicamente del resto del resto de sus parientes, y entonces queda la duda de si a tales mutantes habría que considerarlos como especies diferentes.

Aunque existen estos problemas, hasta ahora el único criterio válido para diferenciar especies asexuales obligadas es básicamente el morfológico con algunos datos sobre la fisiología la conducta y la ecología. Las especies así descritas se designan como agamospecies, que por lo demás, responden a las mismas características que las morfoespecies. Las lombrices de tierra del hemisferio septentrional (y también de otras partes, por introducción) del género *Eiseniella*, que son totalmente partenogenéticas, son agamospecies típicas. Por lo menos, se conocen cuatro formas distintas, algunas de las cuales han sido consideradas como especies, subespecies, o mutaciones, lo que evidencia la arbitrariedad en que a veces se incurre al descubrir al describir una agamospecie.

CONCEPTO EVOLUTIVO DE ESPECIE.

Para dilucidar el problema de la especie en los fósiles y sus formas actuales, hay que considerar los hechos siguientes:

- 1- Cualquier grupo de organismos vivos, actualmente, tuvo un antepasado común en alguna época más o menos remota del pasado.
- 2- Ellos representan las ramas terminales discontinuas de un gran número de ramas de un solo árbol evolutivo vastísimo.
- 3- La discontinuidad de los grupos actuales se debe a la extinción de las formas intermedias que les dieron origen.

Sin embargo, si dispusiéramos del registro fósil de todas las formas, de un grupo dado de organismos, la última situación cambiará radicalmente

El concepto de especie biológica básicamente tiene aplicación en aquellas especies que manifiestan sexualidad y solo incluye un grupo de los seres vivientes; la cohesión de los miembros de una especie no se da única y exclusivamente por el flujo de genes, que es lo que asume la especie biológica. El concepto evolutivo de especie tiene en cuenta el fenómeno de ancestro – descendencia con modificación, que es de mayor universalidad en la biología que el de la sexualidad, por ende concepto incluye los aspectos más generales y reconoce el carácter evolutivo de las especies a través del concepto de linaje evolutivo.

Un linaje evolutivo consiste de una o varias poblaciones que comparten una historia común de descendencia, no compartida por otras poblaciones. Identidad es una cualidad que una entidad posee como consecuencia de su origen y su capacidad para permanecer distintas de otras entidades.

Hay varias implicaciones en la definición de especie evolutiva:

- 1- Todos los organismos pasados y presentes pertenecen a alguna especie evolutiva. De este primer corolario se puede deducir que un árbol filogenético en realidad está compuesto de especies evolutivas y que todos los taxa terminados son especies, así como los lazos entre los taxa terminales. Por lo tanto, todos los taxa supraespecíficos se originan como especies.

2- Las especies deben estar aisladas reproductivamente unas de las otras en la cuantía necesaria para mantener sus identidades, tendencias y destinos. Esto implica que el concepto de especie biológica es un aspecto del concepto de especie evolutiva.

3- La especie evolutiva puede o no exhibir diferencias fenotípicas reconocibles, por lo que cualquier investigador puede sobre o subestimar el número de linajes independientes existentes en su estudio.

4- Ningún linaje evolutivo, presumiblemente separado y único, puede ser subdividido en una serie de especies ancestrales y descendientes. Sin embargo es una práctica común entre algunos paleontólogos, la subdivisión de un simple linaje en una cierta cantidad de especies, las paleoespecies antes referidas.

CONCEPTO GENÉTICO DE ESPECIE.

Existen dos conceptos genéticos de especies que tienen sin embargo, una noción común. Ambos son compatibles con el punto de vista de que las especies son campos para la recombinación genética, ya que esta sola ocurre dentro de la especie. Los dos conceptos surgen porque existen desacuerdo sobre qué factores determinan los límites del campo y cómo estos se originan durante el proceso de especiación.

Concepto basado en el aislamiento (CBA). Este el concepto biológico de especie que hemos discutido anteriormente, donde los campos de recombinación se limitan por mecanismos de aislamiento.

Concepto basado en el reconocimiento de la pareja (CBR). Algunos investigadores opinan que las especies pueden ser definidas en términos genéticos de una forma más adecuada que por el CBA.

Concepto basado en el reconocimiento de la pareja (CBR). Algunos investigadores opinan que las especies pueden ser definidas en términos genéticos de una forma más adecuada que por el CBA. El concepto de especie es únicamente aplicable a organismos sexuales. Esto significa que el sexo fundamental para comprender que es una especie. A pesar de una

considerable variación en detalles, los ciclos sexuales siempre involucran los procesos de meiosis y fertilización. La fertilización exitosa aún en los eucariotas más simples requiere la asistencia de una serie de adaptaciones que constituyen el sistema de fertilización de la especie (SF). Lo importante a señalar aquí es que la forma en que se verifica la fertilización puede delimitar los campos para la recombinación genética. Los SF comprenden un número de componentes cada uno adaptado a cumplir una función determinada que contribuye en última instancia a la función general de realizar la fertilización en el hábitat normal de la especie. El SF está también adaptado a las circunstancias impuestas por el modo de vida del organismo (si este es sésil o móvil, nocturno o diurno, etc). El reconocimiento y el acercamiento a la pareja potencial adecuada es un requerimiento esencial en todos los organismos móviles. Un subconjunto de caracteres del SF sirve a esta función y es llamada sistema para el reconocimiento de la pareja específica (SRPE). El SRPE de una especie es básicamente un sistema de comunicación que permite el reconocimiento de la pareja adecuada, o sea, un miembro del sexo opuesto que proviene del mismo campo de recombinación.

El SRPE es concebido como una cadena de señales – respuestas entre los miembros de la pareja potencial o entre sus células sexuales. El reconocimiento es así una respuesta específica de un miembro de la pareja a una señal emitida por el otro. Este proceso podría ser comparado al tipo de reconocimiento de un antígeno por su anticuerpo específico.

Como la mayoría de los eucariotas son sexuales y parecen tener un SRPE, esto puede ofrecer una base universal para concebir a las especies. Según este concepto los límites del genofondo de una especie están determinados incidentalmente (no existen mecanismos para ellos porque los miembros de una especie solo se aparecen con el individuo adecuado, como resultado de compartir un SRPE común. Aquí se define la especie como la población más inclusiva de organismos biparentales (sexuales) que comparten un sistema de fertilización común.

GENÉTICAS DE LAS ESPECIES.

Son dos los problemas genéticos relacionados con la especie:

- ¿Qué es una especie desde el punto de vista genético?
- ¿Cuántas diferencias genéticas existen entre las especies?

Ya conocemos una serie de aspecto acerca de la especie. Vamos a tratar, de integrar esos conocimientos en una teoría genética sobre la especie. De todo lo que hemos dicho hasta aquí, se deduce un hecho evidente desde el punto de vista genético: las especies son sistemas genéticos cerrados, es decir, no intercambian información genética con otros sistemas genéticos diferentes, pero sí dentro de ellas mismas. Esto se entiende mejor si analizamos un sistema genético híbrido. Como cada uno de los componentes de ese sistema tiene su propia historia evolutiva, su desarrollo integración particular, a la hora de actuar, los genes no se armonizan, pues unos traen la información de un tipo de desarrollo y otros de otro tipo y finalmente, no se desarrolla el cigoto, o lo hace de forma anormal.

En términos generales, la evolución conduce a que las especies sean sistemas genéticos cerrados, pero no siempre ocurre esto. Hay casos en que bajo condiciones del laboratorio, la F_1 de un cruce es perfectamente fértil, sin embargo, en la naturaleza no se produce esto, además, como lo usual es que los sistemas genéticos sean incompatibles, debe existir algún mecanismo, que mantenga separadas genéticamente a las especies. En la naturaleza existen dispositivos biológicos naturales que mantienen separadas a las especies, o sea, que mantienen un aislamiento entre ellas. Estos se denominan mecanismos de aislamiento.

Los investigadores han empleado dos métodos para analizar la cantidad de diferencias genéticas entre especies: el método clásico en los estudios genéticos, es decir, el cruzamiento de las especies que se quieren estudiar y el método bioquímico, utilizando técnicas electroforéticas.

El empleo del método clásico genético, se ve limitado grandemente a la causa de la falta de viabilidad o fertilidad de la mayor parte de los híbridos interespecíficos; esto es más frecuentes en animales que en plantas.

Cuando resulta posible llevarlo a cabo, el estudio de la segregación de los caracteres específicos en la F_1 y F_2 revela interesantes características. De forma general, en todos estos cruces se evidencia lo siguiente: las diferencias entre especies parecen estar determinada por una gran actividad de genes y la variabilidad de los individuos F_2 puede ser tan grande que cualquier par de individuos resulta visiblemente diferentes: estos representan diversas recombinaciones de los rangos parentales y algunos, incluso, características que no están presentes en ninguno de los progenitores, pero que existen en otras especies del género o en otros géneros de la familia. Por ejemplo, el cruce *Antirrhinum majus* x *A. molle*; en la F_2 aparecieron individuos con características del género *Rhinanthus*, que también pertenece, como *Antirrhinum* a la familia *Scrophulariaceae*.

El desarrollo de la técnica bioquímica de electroforesis sobre determinados soportes (almidón o archilamida, generalmente), permitió un mejor análisis de las diferencias genéticas entre especies, ya que con ellos se superaba la limitación de tener que cruzar las especies que se estaban comparando. Esta técnica ayuda también a determinar las relaciones evolutivas entre las especies, precisamente basándose en las diferencias genéticas que se pueden detectar con ella. La similitud genética entre especies se mide por tanto, utilizando moléculas que presentan variaciones motivadas por mutaciones génicas, lo que mide indirectamente esa variación.

Los análisis genéticos detallados, utilizando la electroforesis, especialmente en el género *Drosophila*, han revelado mismo que en los estudios de cruzamientos; las diferencias genéticas, entre especies pueden oscilar de cien a mil genes. Estas diferencias genéticas son las que, a su vez producen las diferencias morfológicas, fisiológicas, etológicas y ecológicas entre especies.

MECANISMOS DE AISLAMIENTO REPRODUCTIVO.

Las barreras al entrecruzamiento entre especies con reproducción sexual, pueden ser de naturaleza espacial o biológica. En el primer caso, dos o más poblaciones de diferentes especies viven en áreas geográficas tan distantes (poblaciones alopátricas disyuntas) que el intercambio genético entre ellas es imposible. Estas poblaciones pueden o no desarrollar barreras de naturaleza biológica para impedir el intercambio genético entre ellas, cuestión esta que depende de su historia evolutiva como trataremos más adelante.

Cuando poblaciones de diferentes especies relacionadas, viven total o parcialmente en una misma área geográfica, entonces, se impide el intercambio génico – que tiene desventaja selectiva - mediante barreras de naturaleza biológica que evitan el entrecruzamiento, las cuales se denominan mecanismo de aislamiento.

Por consiguiente, estos mecanismos son dispositivos biológicos de las especies (anatómicos, fisiológicos, etológicos, ecológicos), que impiden el intercambio genético entre ellas, de forma real (en las especies simpátricas o sintópicas) o potencial (en las especies alopátricas, con barrera espacial que evita el entrecruzamiento). Estos mecanismos garantizan la integridad de la especie como un sistema biológico cerrado, por lo que tienen un gran valor de supervivencia.

CLASIFICACIÓN DE LOS MECANISMOS DE AISLAMIENTOS.

La clasificación de los mecanismos de aislamientos se hace atendiendo el momento en que actúan o impiden la formación o el desarrollo de cigotos híbridos. Incluye dos grandes grupos: mecanismos de aislamientos poscopulatorios o poscigóticos.

MECANISMOS DE AISLAMIENTO PRECOPULATORIOS O PRECIGÓTICOS.

Impiden la formación de cigotos híbridos. Estos mecanismos, a su vez, pueden presentar las variantes que se describen a continuación.

- **MECANISMO DE AISLAMIENTO ECOLÓGICO O DE HÁBITAT.**

Consiste que las poblaciones de las diferentes especies se encuentran en hábitat diferentes en la misma región geográfica. Este mecanismo de aislamiento es muy común en plantas y organismos marinos sésiles o fuertemente territoriales, a causa de su naturaleza sedentaria.

Especies afines de estos grupos pueden vivir en la misma área geográfica, pero diferir en cuanto requerimientos ecológicos, tales como alimento, sustrato, luminosidad, altitud, temperatura, etc., de tal forma que quedan confinados a determinados hábitat, donde se dan las combinaciones adecuadas de dichos factores.

Un ejemplo muy claro de aislamiento ecológico en nuestra flora, lo tenemos en las especies de pino de la región occidental, el pino macho (*Pinus caribaea*) y el pino hembra (*P. tropicalis*). Ambas especies pueden encontrarse simpátricas en una misma localidad, pero el pino macho se encuentra con preferencia en suelos ricos de terrenos llanos, mientras que el pino hembra se observa más en los suelos pobres de las cañadas.

Las pequeñas lagartijas del género *Anolis*, características de nuestra fauna, constituyen un excelente mecanismo ejemplo de mecanismo de aislamiento ecológico en animales, ya que muchas especies que viven simpátricas, se han especializado a diferentes hábitats, como herbazales, paredones, arboledas, arbustos, cuevas, etc. En los valles intramontanos de la Sierra de los Órganos, viven simpáticamente *Anolis vermiculatus* y *Anolis bartchi*, pero la primera ocupa el hábitat de la orilla de los ríos y la segunda, las cuevas y los paredones calizos de dicha Sierra.

- **MECANISMOS DE AISLAMIENTOS ESTACIONAL O TEMPORAL.**

Es aquel mediante el cual las épocas de apareamiento o de floración de las distintas especies ocurren en diferentes estaciones del año, es decir, este tipo de mecanismo de aislamiento opera a través de la estación de reproducción.

Las diferencias estacionales en los períodos reproductores entre especies simpátricas pueden ser totales o parciales, en el sentido de que o bien la

separación entre las épocas reproductoras están bien delimitadas (total), o bien se superponen parcialmente, estando bien separados, sin embargo, los picos de actividad reproductora de las distintas especies.

La efectividad del mecanismo de aislamiento estacional depende entonces del grado de separación entre las estaciones reproductoras de las especies. Alcanza el máximo cuando la separación es total y resulta poco efectivo cuando existe una gran superposición en los períodos reproductores.

La duración de la estación reproductora de las especies está influenciada grandemente por la región donde viven.

En las regiones tropicales, con su ambiente estable, la reproducción puede llevarse a cabo en cualquier período del año, de tal forma que las especies pueden segregar sus estaciones reproductoras a diferentes momentos del año. Por el contrario, en las regiones mediterráneas alpinas de montaña, árticas y desérticas, donde los períodos favorables para la reproducción están restringidos a unos pocos meses o semanas, las especies con muchas frecuencias superponen sus estaciones reproductoras, aunque tienen sus picos de máxima actividad reproductora en diferentes tiempos.

En las orquídeas se presenta un caso extremo en tres especies del género *Dendrobium*. En las tres especies abren al amanecer y se marchitan en las últimas horas de la noche. La floración surge mediante estímulos meteorológicos, tales como una tormenta repentina o un día caluroso. Una calurosa. Una de las especies florece 8 días después del estímulo, otros 9 días después y la tercera al cabo de 10 u 11 días.

En las regiones subtropicales, como en el caso de nuestro país, donde las condiciones ambientales son intermedias entre las regiones antes citadas, se presentan mecanismos de aislamiento estacionales menos drásticamente segregados que en las zonas tropicales y con menos superposición que en las regiones de climas severo.

Son innumerables los ejemplos de nuestra flora y fauna que ilustran este tipo de mecanismo de aislamiento. Por ejemplo, el cabo de hacha (*Trichilia hirta*) es un árbol maderable de la familia de las Meliaceae, que florece desde abril a agosto. Es muy frecuente verlo junto a una especie afín, la ciguaraya (*T. havanensis*); pero que florece de enero a marzo, e incluso hasta en abril (Fig. 12.9)

Entre los animales, los quelonios marinos que arriban a nuestras costas a copular y a realizar la ovoposición en las playas, superponen solo parcialmente sus períodos de reproducción, como bien conocen los cazadores de estos reptiles (fig.12.10). Igual sucede con muchas especies de peces de nuestra plataforma y también con muchas especies de insectos y anfibios forestales que viven simpátricamente.

De forma general, el mecanismo de aislamiento estacional es el menos efectivo de todos, ya que al estar los períodos reproductores de las especies, grandemente influenciados por las condiciones ambientales, estos pueden variar ampliamente de año en año, por lo que en determinados períodos no son los suficientemente eficientes.

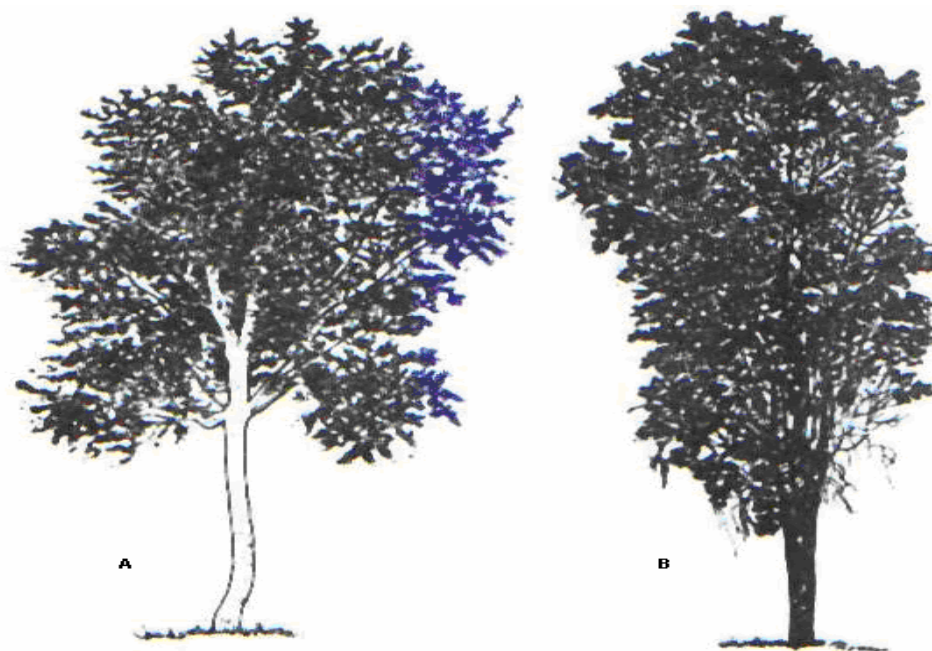


Fig. 12.9: Dos especies simpátricas de árboles maderables de nuestros bosques con aislamiento estacional. A, cabo de Hacha (*Trichilia hirta*). B, ciguaraya (*T. havanensis*), de la familia Meliaceae. El primero florece de abril a agosto y el segundo de enero a marzo

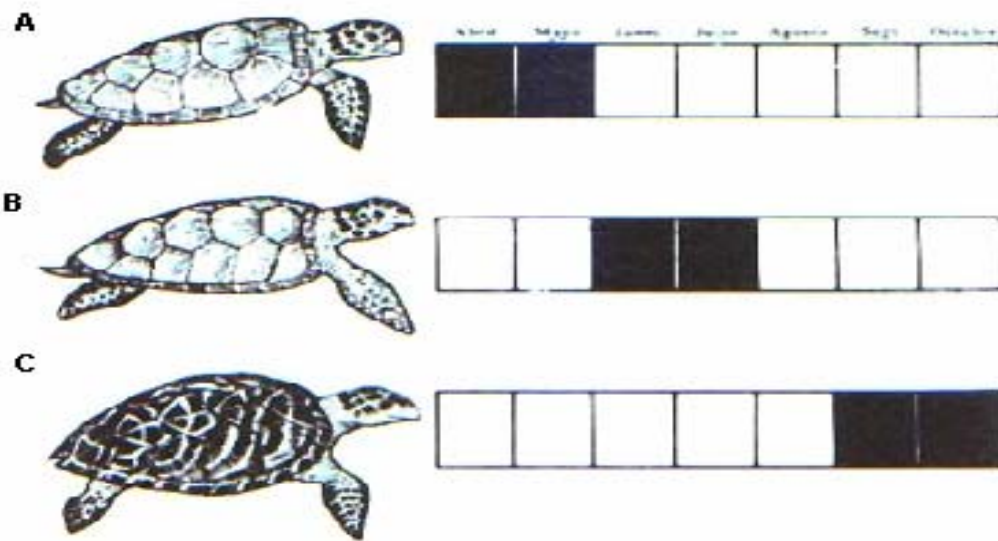


Fig.12.10. Mecanismo de aislamiento estacional en tres especies de tortugas marinas de aguas cubanas. Estas tortugas vienen a las costas a copular y a desovar en la arena, durante meses del año. A, la caguama (*Caretta caretta*), cuya actividad reproductora tiene su pico de abril a mayo. B, la tortuga verde (*Chelonia mydas*), cuya actividad reproductora es mayor en junio y julio. C, el carey (*Eretmochelys imbricata*), en el cual la actividad reproductora ocurre mayormente en septiembre y octubre.

Es aquel mediante el cual la atracción mutua entre los sexos de diferentes especies de animales es débil o está ausente. Entre las especies animales, este es el mecanismo de aislamiento más difundido y quizás el más eficaz, particularmente entre los artrópodos y vertebrados. En las especies con sexos separados, es indispensable que las hembras y los machos se encuentren unos con otros para verificar la cópula, como consecuencia de la cual se produce la unión de las células sexuales.

En los vertebrados y cordados superiores, la cópula es precedida por un cortejo, mediante el cual los individuos de ambos sexos se estimulan sexualmente. Primeramente, el macho produce determinados estímulos señales, que son específicos para cada especie. Si la hembra se encuentra fisiológicamente preparada para la reproducción, responde con otros estímulos señales, que también son específicos para el macho de cada especie; mediante los cuales indica su disposición al apareamiento; el macho entonces responde a estas señales y lleva a cabo la cópula.

Los estímulos específicos de la especie, que intercambian el macho y la hembra durante el cortejo, son de una gran variedad. Existen estímulos visuales como los patrones de coloración y adornos de las aves, la luz emitida por las luciérnagas y los cocuyos y las posturas adoptadas por muchos mamíferos: estímulos auditivos, como los chirridos emitidos por las cigarras y los grillos, el canto de los pájaros y los anfibios anuros, y los ultrasonidos emitidos por las ballenas; estímulos táctiles, como los que intercambian muchas especies del género *Drosophila* y muchos mamíferos ungulados; estímulos químicos, como los emitidos, por muchas especies de polillas para atraer a los machos y, menos frecuentemente, estímulos alimentarios en arácnidos y algunos insectos, mediante los cuales estimula sexualmente a la hembra, ofreciéndole una presa.

Así, los machos y las hembras de la misma especie están captados psicológicamente, de modo que responden sexualmente a los estímulos señal propia de la especie. Como cada especie tiene un repertorio específico de estos estímulos señal, los apareamientos entre machos y hembras de especies diferentes, no se dan u ocurren muy ocasionalmente.

Entre las aves, la coloración del plumaje, los ornamentos (espuelas, crestas, barbas) así como las pantomimas durante el cortejo y el canto, desempeñan una importante función en el reconocimiento de las parejas, e impide el apareamiento entre especies diferentes. En nuestros campos y bosques suelen verse juntas las especies de tomeaguines de la tierra (*Tiaris olivacea*) y del pinar (*T. canora*). Entre ambas especies no se observan híbridos en la naturaleza, y es que la coloración del plumaje, el cortejo y el canto, diferentes en ambas especies, aseguran el aislamiento reproductor.

Sucede algo parecido con las lagartijas del género *Anolis*. En un mismo sitio pueden observarse varias especies juntas, pero el pliegue gular que utilizan en los cortejos, es de un color diferente en varias especies, así como el patrón de cabeceo y movimientos del cuerpo.

Entre los anfibios anuros, los estímulos auditivos desempeñan un importante papel en la congregación de hembras y machos de la misma especie, en los sitios donde se aparean.

Durante la época de reproducción, el canto de los machos atrae a hembras y machos y estos últimos forman verdaderos coros; cada llamada es característica de la especie.

Igual situación se presenta en varias especies de grillos. En estos grupos, las pruebas experimentales de que las diferentes llamadas operan como mecanismo de aislamiento, se hicieron grabando los cantos de los machos de diferentes especies y haciéndoles escuchar a las hembras maduras de una determinada especie. La atracción de las hembras siempre fue más frecuente hacia la llamada de su especie que hacia la de una especie diferente.

- **MECANISMO DE AISLAMIENTO MECÁNICO.**

Este tipo de aislamiento opera, cuando los órganos genitales masculinos y femeninos en el en la caso de los animales o las partes florales en las plantas, no poseen una correspondencia estructural para la copulación o la polinización respectivamente.

Solo en determinados casos, este mecanismo puede ser eficiente, específicamente en los insectos, donde opera la teoría de "la cerradura y la llave", según la cual los órganos genitales del macho y la hembra de la misma especie se acoplan de manera tan exacta los unos a los otros, que más leve desviación estructural hace imposible la cópula normal.

Existen muchos ejemplos de este hecho en el mundo de los insectos. En el género *Drosophila*, los machos *D. melanogaster* suelen intentar la cópula con hembras de *D. pseudoobscura*, pero en algunas ocasiones sus órganos genitales quedan trabados sin poder zafarse.

En las moscas tse – tse una parte señorial de los genitales masculinos de una especie en forma de lanza, perfora el abdomen de la hembra de otra especie

cuando ocurren apareamientos interespecíficos y la mata; si este órgano es amputado, la copulación es normal y se producen híbridos.

En las plantas el mecanismo de aislamiento mecánico si es efectivo y opera con frecuencia en especies simpátricas, relacionadas, las que no se cruzan por presentar diferencias en las estructuras florales, que no permiten la polinización cruzada. Este mecanismo se manifiesta entre las orquídeas, *Papilionaceae*, *Asclepiadaceae* y otras familias con complejos mecanismos florales.

En relación con la polinización de las plantas, se debe distinguir entre aquellos mecanismos de aislamiento que surgen como consecuencia de la estructura floral y en si y aquellos que surgen en dependencia de los hábitos de los polinizadores. Si la barrera al entrecruzamiento resulta de las diferencias en estructura floral entre las especies, hacemos referencia al mecanismo de aislamiento mecánico; pero si resulta de la constancia de la polinización de un solo tipo de flor por un polinizador específico, independiente de que la flor sea o no diferente estructuralmente, nos referimos entonces a mecanismos de aislamiento por polinizadores. En la práctica, a veces es difícil separar ambos tipos de aislamientos y se designan ambos como mecanismos de aislamientos florales.

En los grupos de plantas polinizadas por animales especializados, tales como aves, lepidópteros, abejas y moscas, las especies relacionadas difieren grandemente en sus caracteres florales. Por contraste, las especies polinizadas por el viento, el agua e insectos no especializados, no difieren marcadamente en sus características florales.

- **MECANISMOS DE AISLAMIENTO POR POLINIZADORES.**

Es aquel mediante el cual las especies de plantas diferentes atraen distintos insectos polinizadores. Muchos autores consideran este tipo de aislamiento un caso especial del etológico, ya que se basa en la conducta del animal polinizador. Si acoplado con ello existe además una marcada diferenciación en la morfología floral de las especies visitadas por diferentes polinizadores,

entonces también puede desempeñar su papel el mecanismo de aislamiento mecánico.

Abejas, polillas, efinge, colibríes y otros animales polinizadores, aprenden a "trabajar" mecanismos florales (entrar a la flor, encontrar el néctar y el polen, etc), de tal manera que una vez aprendido, obtiene más alimentos en menos tiempo, visitando continuamente la misma especie flor y aún los mismo individuos, que visitando al azar flores de diferentes especies. De esta forma, el vector animal polinizador, adquiere adaptaciones que le permiten trabajar los mecanismos florales, succionar el néctar y coleccionar el polen.

Por esta vía, los polinizadores reconocen las diferentes especies de flores por su forma color y olor. A veces, solo uno de estos factores opera, como ocurre con las especies del género *Daphne*, semejantes en morfología floral, pero con perfumes diferentes: *D. alpina*, con perfumes de vainilla, *D. striata* con perfume de lila, *D. philippi* con perfume de violeta y *D. blagayana* con perfume de clavo.

La más extrema especialización de los mecanismos por polinizadores se da entre algunas orquídeas. Las especies del género *Ophrys*, atraen a los machos de especies definidas de avispas, copiando, cada una de ellas, la forma y los olores de las hembras de distintas especies de avispas. Los machos practican una especie de pseudocópula con la flor, en el proceso de la cual se produce la transferencia de polen. Como cada especie de orquídea limita a la hembra de una especie diferente, no se produce cruzamiento.

- **MECANISMOS DE AISLAMIENTO GAMÉTICO.**

Ocurre cuando en organismos de fertilización externa o interna los gametos de ambos sexos no se atraen entre sí y en organismos con fertilización interna, también cuando los gametos o gametofitos de una especie son inviables en los conductos sexuales o en los estilos de otras especies. La cópula en los animales de fertilización interna la liberación de los huevos en las formas de fertilización externa, o la deposición del polen en el estigma, están seguidos por una serie de reacciones químicas, específicas en cada especie, que producen la fusión real de los gametos, la fertilización propiamente dicha. Estas

reacciones pueden no estar en armonía en diferentes especies y, por consiguiente, inhibirse la formación de los cigotos híbridos.

El ambiente que los espermatozoides encuentran en los tractos femeninos de especies diferentes, puede actuar también como mecanismo de aislamiento. En *Drosophila* esto es muy evidente en cruces interespecíficos entre *D. virilis*, *D. americana*, *D. montana* y *D. laciola*.

Los espermatozoides pierden motilidad en los receptáculos seminales en estos cruces, mientras que en los cruzamientos normales dicha movilidad se conserva por largo tiempo.

En otras especies, los espermatozoides extraños provocan una reacción en la vagina de la hembra y dan lugar a la llamada reacción inseminación. En el cruce *Drosophila arizomensis* x *D. buzzati*, las hembras inseminadas segregan rápidamente un fluido denso en la cavidad vaginal y la vagina se hincha hasta tres veces su tamaño, todo lo cual parece provocado por las proteínas del semen extraño. En otros casos resultan incompatibles el espermatozoide de una especie con el citoplasma del óvulo de la otra especie, como ocurre en determinados cruces entre especies de mosquitos del grupo *Culex pipiens*.

En las plantas con flores ocurre una compleja secuencia de eventos para la formación del cigoto. El polen debe germinar, el tubo polínico debe crecer dentro del estilo y los núcleos del polen deben fusionarse con los núcleos del óvulo y del endospermo. En los cruzamientos híbridos esta secuencia puede ser detenida en cualquiera de sus etapas.

Los granos de polen extraños pueden no germinar en el estigma, como ocurre en el cruce *Datura meteloides* (hembra) x *D. stramonium* (macho), o si germinan, los tubos polínicos pueden reventar mientras crecen en el estilo extraño, como en el cruce *Iris tenax* (hembra) x *I. tenius* (macho). En otras ocasiones, los tubos polínicos extraños crecen muy lentamente y no alcanzan el óvulo, como en el cruce de *Bilis splendens* (hembra) x *G. australis* (macho). Por último, los tubos polínicos pueden alcanzar los óvulos de la otra especie,

pero por alguna causa no se unen. Este último caso es similar al de los organismos de fertilización externa. Como el desarrollo de los tubos polínicos en el estilo depende de determinados procesos físicos y químicos que ocurren en esta última estructura y que son característicos para cada especie – como ocurre en la unión de los gametos – se comprende que en los cruces interespecíficos estos procesos no estén acoplados y den como resultados la falla en el desarrollo de los tubos polínicos, ya anteriormente señaladas.

MECANISMOS DE AISLAMIENTOS O POSCIGÓTICOS.

Son aquellos que reducen la vitalidad o fertilidad de los cigotos híbridos. Estos mecanismos funcionan por tres vías diferentes:

La inviabilidad o debilidad del híbrido F_1 entre especies diferentes, la esterilidad total o parcial de los híbridos F_1 viables y la producción de una progenie F_2 débil o estéril, a partir del cruce entre híbridos F_1 fértiles.

Todo esto ocurre porque cada especie es un sistema de genes coadaptados, de tal forma que cuando dos de tales sistemas se unen en un cigoto híbrido, ocurre una desarmonía genética. Esto se debe a que muchos genes no funcionan bien, pues no están coadaptados con los de la otra especie. Todo esto trae como consecuencia un trastorno en el desarrollo del híbrido, que se expresa en varios de sus estadios aunque tanto en plantas como en animales, determinados estadios del desarrollo del híbrido son particularmente susceptibles a los efectos de la desarmonía genética.

En los animales, los estadios más susceptibles a la desarmonía genética son:

- 1- La mitosis del primer clivaje del huevo fertilizado.
- 2- El período de la gastrulación, cuando muchos genes en el núcleo híbrido comienzan a actuar por primera vez.
- 3- La formación de los órganos reproductores, particularmente los testículos.
- 4- La división meiótica.
- 5- El desarrollo de los gametos después de la meiosis.

Desarmonías genéticas en cualquiera de los dos primeros procesos, resultan en la viabilidad del híbrido y en los tres últimos, en esterilidad del híbrido. En las plantas, los estadios más susceptibles a la desarmonía genética son:

- 1- La mitosis del primer clivaje.
- 2- Los estadios tempranos del desarrollo del embrión y el endospermo.
- 3- La germinación de la semilla y el desarrollo de las primeras hojas.
- 4- La formación de las estructuras reproductoras, particularmente las anteras y los estambres.
- 5- El desarrollo de los granos de polen y sacos embrionarios después de completa la meiosis.

Las tres primeras etapas causan inviabilidad del híbrido; las dos últimas, esterilidad. La causa de la desarmonía genética es poca conocida. Algunas experiencias sugieren que está asociada, por una parte, con los proceso del metabolismo nuclear, incluyendo la replicación del DNA y la formación del RNA mensajero y, por otra, con las tasas no coordinadas de varios proceso del desarrollo, los cuales poseen normalmente una secuencia integrada.

- ***MECANISMOS DE AISLAMIENTO POR INVARIABILIDAD DE LOS HÍBRIDOS.***

Es aquel por el cual los cigotos híbridos tienen viabilidad reducida o son inviábiles. Algunas especies cercanamente relacionadas realizan la hibridación en la naturaleza hasta cierto grado. Sin embargo, la unión de gametos de diferentes especies no produce necesariamente progenie híbrida adulta.

La vida un cigoto híbrido puede ser interrumpida en cualquier etapa del desarrollo. En animales con fertilización externa, los espermatozoides pueden penetrar los huevos de miembros de otras clases o aun phyla (equinodermos x moluscos, equinodermos x anélidos), pero el núcleo espermático o sus cromosomas pueden ser eliminados del huso de clivaje. Los huevos de diversas especies de peces pueden ser penetrados por espermatozoides de diferentes especies, géneros y aun familias. Sin embargo, ocurre todo tipo de perturbaciones en los cigotos, desde la eliminación cromosómica durante el

clivaje, pasando por la detención de la gastrulación o de la formación de órganos, hasta la muerte de los embriones en estadios avanzados.

En las plantas con flores, el colapso del tejido endospermico es una causa frecuente de la muerte del embrión híbrido. El cual puede desarrollarse normalmente en un medio artificial.

Este el caso del cruce de las dos especies del algodón *Gossypium hirsutum* (hembra) x *G.arboreum* (macho) El embrión y el endospermo híbridos son viables por separados, pero el embrión, al aparecer, difunde una sustancia en el endospermo, que provoca la ruptura de los tejidos, y que causa la muerte del embrión por iniciación.

La inviabilidad de los muchos híbridos se supone causada por la acción de genes complementarios específicos, como es el caso de las especies de los géneros *Drosophila*, *Xiphophours* (colisable). Bufo, (sapo), el trigo, el algodón y el tabaco.

Algunos cruces interespecíficos producen híbridos de un solo sexo y perfectamente viables, pero los cigotos de otro sexo perecen. Con relación a este fenómeno, se ha establecido la siguiente regla: cuando en la generación F_1 híbrida de dos especies, faltan individuos de uno de los sexos o este es escaso o estéril, el sexo afectado será el heterogamético. En *Drosophila* el sexo heterogamético es el macho y, en consecuencia, en el cruce *D. miranda* x *D. pseudoobscura*, las hembras híbridas son viables, pero los machos son anormales y perecen.

La desarmonía genética provocada por diferencias en las tasas de desarrollo entre diferentes especies, ha sido estudiadas en el complejo de especies de la rana leopardo (*Rana pipiens*) de Norteamérica. Muchas razas de esta rana están tan diferenciadas que dan híbridos inviables cuando se cruzan, por lo que pueden considerarse como especies distintas.

Si una hembra de una raza de desarrollo lento es fertilizada por un macho de una raza de desarrollo rápido, los renacuajos híbridos poseen una cabeza enorme, tienen una cola abortiva y mueren. Cuando se realiza el cruce recíproco, los renacuajos poseen una cabeza imperfecta y diminuta, así como cola grandemente desarrollada y también mueren.

- **MECANISMO DE AISLAMIENTO POR ESTIRILIDAD DE LOS HÍBRIDOS.**

Es aquel por el cual los híbridos F_1 de un solo sexo o de ambos, no producen gametos funcionales. El cruce entre especies diferentes, con producción de híbrido viable, no es un hecho frecuente en la naturaleza, ya que todos los mecanismos de aislamientos citados anteriormente impiden tal producción. Pero si en definitiva el híbrido viable llega a nacer y desarrollarse normalmente, podemos encontrarnos entonces tres situaciones:

- 1- El híbrido es completamente fértil.
- 2- El híbrido es completamente estéril.
- 3- Los híbridos de un sexo son fértiles y los de otros estériles, este último es el sexo heterogamético.

Solamente en los dos últimos casos actúa el mecanismo de aislamiento por esterilidad. Experimentalmente, podemos obtener híbridos de cualquiera de estas categorías y el hecho de que algunos casos estos sean perfectamente viables y fértiles, no invalida a las formas parentales como verdaderas especies, ya que el criterio de especie es que no se cruzan en la naturaleza. Experimentalmente, podríamos obtener un híbrido entre la cebra de Grevy (*Equus grevy*) y la de Grant (*Equus burchelli*), pero en los rebaños mixtos de estas especies en las zonas naturales de Etiopía, nunca se ha observado un híbrido entre ambas.

El grado de esterilidad de los híbridos interespecíficos varía grandemente, de acuerdo con el tipo de cruce y de organismo. El cruce caballo x asno produce un F_1 el mulo, completamente estéril, pero el cruce pato inglés x pato pescecuelargo, producen una F_1 bastante fértil.

La causa de la esterilidad de los híbridos abarcan varios fenómenos que se comprenden, si analizamos el estadio del proceso reproductor en el cual ocurre la afectación por la desarmonía genética, así como las causas de la mencionada desarmonía.

Como resultado de una combinación desfavorable de genes, ni los órganos sexuales ni los gametos se desarrollan adecuadamente y se produce la llamada esterilidad diplogénica. También puede ocurrir que los órganos sexuales se desarrollan normalmente, pero la formación o el funcionamiento de los gametos, o ambas cosas a la vez, sean anormales; esta es la llamada esterilidad gamética. A su vez, la esterilidad gamética puede ser causada por una desarmonía entre determinadas combinaciones de genes en el híbrido, ocurre entonces una esterilidad génica, a diferencias estructurales entre los cromosomas de las especies diferentes, que interfieren con el apareamiento normal y separación de los mismos durante la meiosis, en este caso se trata de la esterilidad cromosómica.

La esterilidad diplogénica tiene lugar en muchos animales, como en el caso del mulo, el cebroide (caballo, x cabra) y la F₁ pato inglés x pato moscovita, así como en algunos híbridos de plantas, donde el desarrollo abortivo de los estambres es muy frecuente. Un caso particular de este tipo de esterilidad, que sólo afecta los testículos, se da en híbridos de *Drosophila* y en varias especies de mamíferos, como en los cruces bovino x yack, bovino x bisonte y bisonte x cebú (Fig.12.11).

La esterilidad génica es frecuente en muchos híbridos animales y ha sido estudiada con detalles en el cruce *Drosophila pseudobscura* x *D. persimilis*, que produce hembras F₁ fértiles y machos F₁ estériles. En estos últimos, los órganos sexuales son normales, pero los testículos generalmente son abortivos y la espermatogénesis está alterada. Durante la meiosis los cromosomas no se aparean en la primera división y la segunda división no se completa. Los productos de la meiosis, las espermátidas, degeneran. Las actividades experimentales señalan que todos estos trastornos se deben a genes particulares localizados en los cuatro cromosomas de las especies. A fin de

cuentas, la meiosis, como cualquier otro proceso fisiológico, está controlada genéticamente. Su curso normal implica una sesión de eventos delicadamente balanceados, por lo que una falta simple en uno de ellos, o su alteración en el tiempo, puede producir cambios irreparables.

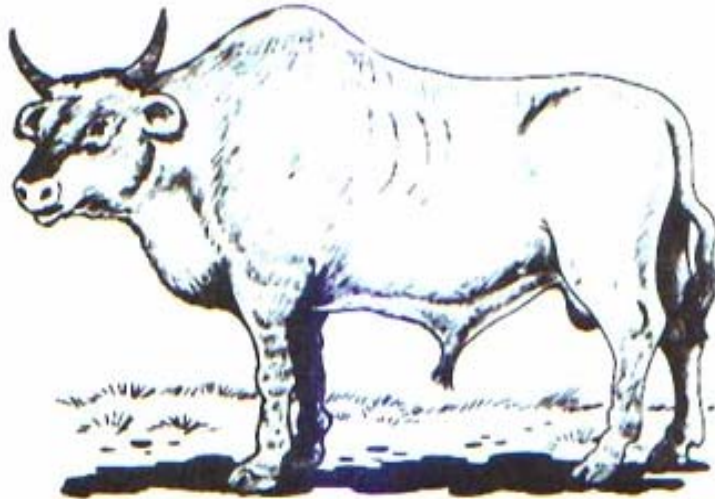


Fig. 12.11 Híbrido entre las especies bisonte europeo (*Bison bonasus*) y cebú (*Bos indicus*). Los machos de este cruce, son totalmente estériles, pues no presentan espermatogénesis, sin embargo, las hembras son completamente fértiles.

La esterilidad de muchas plantas híbridas, particularmente en los géneros *Nicotina*, *Gossypium*, *Viola*, *Clarkia*, *Gilia* y muchas hierbas, es de tipo cromosómico. Las especies parentales pueden diferir en las estructuras de sus cromosomas, de tal forma que ellos están diferenciados con respecto a translocaciones, inversiones, duplicaciones y deleciones; también, una especie parental puede poseer un complemento de cromosomas estructuralmente diferenciados o no balanceados, no se aparean ni separan adecuadamente en la primera división meiótica o depararse hacia los polos, forman núcleos que portarán cromosomas con diferencias y duplicaciones. Los gametofitos y gametos, destinado a desarrollarse a partir de estos núcleos hijos, poseen entonces un desbalance interno en sus cromosomas, que alterará el normal funcionamiento de la polinización y fertilización.

- **MECANISMOS DE AISLAMIENTO POR DESARMONÍA GENÉTICA DE LOS HÍBRIDOS F_1 .**

Este mecanismo llamado también con frecuencia ruptura del híbrido, ocurre cuando los híbridos F_1 , tanto en plantas como de animales, son total imparcialmente fértiles. Ello permiten que se crucen entre sí, pero dicho cruzamiento da lugar a una F_2 inviable, débil, anormal o estéril.

Las anomalías se producen por las mismas causas que inviabilidad y la esterilidad de los híbridos F_1 o sea, la desarmonía genética entre las especies, con la diferencia que la misma no se manifiesta hasta después de la fertilización de los gametos híbridos. Esto se explica por el hecho de que muchas combinaciones de genes desfavorables, no surgen hasta la generación F_2 a aún en generaciones posteriores.

Tal desarmonía genética en los híbridos F_2 se ha producido en los cruces entre especies de *Drosophila* y de gallos silvestres y en los géneros de plantas *Gilia*, *Zauschneria*, *Layia* *Gossypium* y *Lycopersicum*.

El cruce entre las especies de algodón *Gosypium hirsununm* x *G.basbadense*, produce híbridos fértiles y vigorosos, pero en la generación F_2 aparece una gama de variación que va desde plantas vigorosas, hasta plantas que mueren a las tres semanas de edad, plántulas con hojas cotiledonales deformes, semillas con embriones aparentemente normales que no germinaron semillas con embriones pequeños que tampoco germinaron.

INTECCIÓN Y BASES GENÉTICAS DE LOS MECANISMOS DE AISLAMIENTO.

El análisis de cada uno de los tipos de mecanismos de aislamiento que se han ido estudiando, revela que ninguno de ellos impide completamente intercambio genético entre las especies. Por ello, es lógico suponer que una combinación de números mecanismos de aislamientos si pueden llevar a cabo una separación completa de las especies. Y esto es efectivamente lo que ocurre lo que se analiza con detalle la biología de muchas especies simpátricas y sintónicas relacionadas, pues encontramos que están aisladas

reproductivamente, pero no por un solo mecanismo, sino por una combinación de ellos.

Un ejemplo de lo anteriormente señalado, lo encontramos en dos especies sintónicas de camarones de aguas cubanas, el camarón rosado (*Penaeus notialis*) y el camarón blanco (*P. shmitti*), los cuales están aislados por la interacción de diferentes tipos de mecanismos de aislamiento. *P. shmitti* encuentra en hábitat cercana a la costa, mientras *P. notialis* vive lejos de ella y las estructuras de sus órganos reproductores son diferentes, así como también el cortejo que realiza el macho para el apareamiento.

Cada tipo de mecanismo de aislamiento, cuando está bien desarrollado, tiene como base de genética diferencias con respecto a muchos genes y segmentos cromosómicos diferentes.

La progenie de híbridos entre especies que difieren con respecto al hábitat, la estación de la actividad reproductora, los patrones de cortejo o la estructura floral, nunca dan proporciones mendelianas definidas, que sería lo que ocurriría si las características estuvieran gobernadas por unos pocos genes. En vez de proporciones mendelianas, encontramos complejas proporciones y el espectro de tipos intermedios característico de la herencia poligénica. Igual base genética existe con relación a la inviabilidad y esterilidad de los híbridos.

ORIGEN DE LAS ESPECIES.

PATRONES BÁSICOS DE LA EVOLUCIÓN.

Hasta ahora conocemos que la acción de las fuerzas elementales de la evolución (principalmente la variación genética y la selección natural) produce cambios evolutivos en las poblaciones, pero este conocimiento no responde plenamente a la interrogante principal de los estudios evolutivos:

- ¿Cómo surgen las especies y las categorías sistemáticas superiores a las especies, que son mucho, más complejas que esta?

La inmensa mayoría de los evolucionistas están hoy de acuerdo con que estos procesos tienen como base fundamental el mecanismo evolutivo hasta ahora descritos, pero, además, se añaden fenómenos que llevan dicho proceso evolutivo elemental a la nueva formación de nuevas especies y grupos sistemáticos más complejos. De esta forma se pueden distinguir tres patrones básicos de evolución, que son: microevolución, especiación y macroevolución.

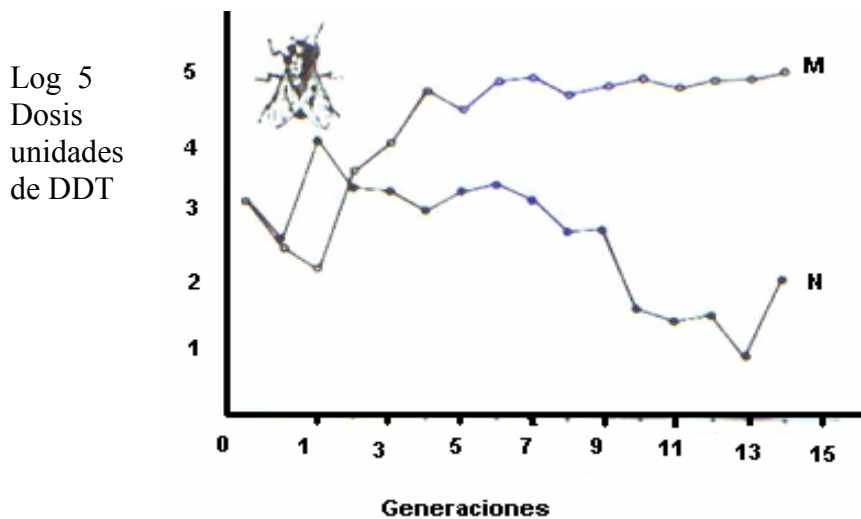


Fig. 12.12 Microevolución para la resistencia al DDT en la mosca doméstica (*Mosca doméstica*). N. selección de los individuos menos resistentes. M. selección de los individuos más resistentes. La dosis unidad corresponde a la cantidad de DDT que provoca la muerte del 50% de la población. poblaciones de una especie, durante un tiempo relativamente corto, de hay que puede ser estudiado por el hombre.

Ejemplos de procesos microevolutivos muy bien documentados y ya mencionados en capítulos anteriores, los tenemos en la aparición de la resistencia a la penicilina en el estafilococo, y al DDT en la mosca doméstica (Fig. 12.12), así como el ejemplo clásico del cambio de frecuencia de color de gris a negro en la polilla salpimentada (*Biston betularia*) de las zonas industriales de Inglaterra. Obsérvese que en todos estos casos las poblaciones no dejan de pertenecer a la especie en cuestión. Todos estos cambios se explican perfectamente por las fuerzas evolutivas, elementales que ya estudiamos.

Especiación: Es el proceso evolutivo que da lugar a nuevas especies. En la actualidad se conocen al menos tres formas diferentes por las cuales pueden surgir nuevas especies en la naturaleza, que son la especiación filética, divergente y la convergente o hibridación (Fig. 12.13).

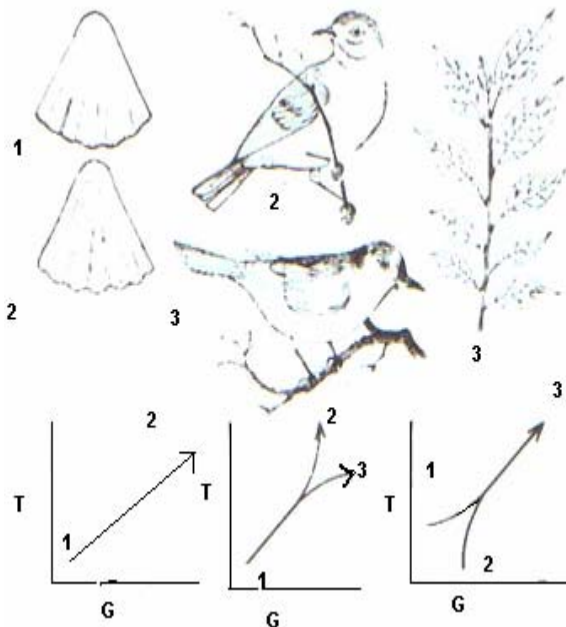


Fig.12.13 Los tres patrones básicos de especiación, ejemplificados en especies cubanas, 1, tiempo G, generaciones A, especiación filética en un molusco bivalvo. 1, forma fósil. 2, forma actual, descendiente directo de 1. B, especiación divergente en bijiritas; 1, forma ancestral de 2, pechero (*Teretistris fonsi*); 3.chillina (*T.fernandinae*), C, especiación convergentes en ébanos: 1, ébano real (*Diospyros grisebachii*); 2, ébano carbonero (*D.crarsinervis*); 3.especie híbrida (*D.leoni*).

La especiación filética ocurre cuando el proceso microevolutivo se lleva a cabo en un tiempo suficientemente largo. Puede suceder que al cabo de dicho tiempo, la población original de una especie A, haya sufrido tantas transformaciones que, finalmente, pueda considerarse como otra especie B, la cual no es otra que la especie A transformada. Como se aprecia, este proceso no aumenta el número de especies y solo difiere de la microevolución en que ocurre en un período de tiempo mucho más largo.

Los ejemplos más claros de la especiación filética se encuentran en los registros fósiles de invertebrados y vertebrados, en donde, a través de los diferentes estratos geológicos, se ve como las poblaciones de una especie A se fueron transformando gradualmente en las poblaciones de otra especie B. Varias especies de fósiles de erizos de mar y moluscos pellicípodos muestran muy bien este tipo de especiación en los estratos biológicos de Cuba.

No obstante, se comprende inmediatamente que si la especiación filética hubiera sido el único mecanismo de origen de nuevas especies, el mundo viviente no se habría diversificado tanto, pues si tan solo se originaron al principio del surgimiento de los animales unas 1 000 especies, solo estas, modificadas en nuevas especies (sin considerar la extinción), existiría en la actualidad.

Mediante la especiación divergente una especie original A, da lugar a varias poblaciones que se transforman en nuevas especies. Aquí funcionan las fuerzas elementales de la evolución junto con el aislamiento reproduce de las poblaciones que se van a convertir en nuevas especies. Por este proceso pueden seguir miles de especies a partir de unas pocas originales.

En el caso de la especiación convergente o hibridación, dos o más poblaciones se fusionan para dar lugar a una nueva especie. Este tipo de especiación reduce el número de especies y no es muy común como mecanismo generador de nuevas especies.

Las características generales del proceso de especiación son:

- 1- Es un fenómeno complejo, donde intervienen muchos factores tanto relativos al acervo de genes de la especie, como al ambiente donde se desarrolla el proceso.
- 2- Los detalles específicos varían de especie a especie.
- 3- Básicamente se trabajan modelos verbales (descripciones cualitativas del proceso) y muy pocos modelos matemáticos (descripción cuantitativa del proceso), debido sobre todo a la complejidad del proceso.
- 4- Es un fenómeno con posibilidad de experimentación limitada por lo largo de su duración.
- 5- Los procesos básicos de especiación son la divergencia genética y el surgimiento de aislamientos reproductivos entre poblaciones.

- 6- La divergencia genética se da tanto para caracteres adaptativos (morfología, tamaño, fisiología, etc.), como para caracteres no adaptativos (Variante moleculares y cromosómicas).

Macroevolución: A su vez, el proceso de especiación puede llegar muy lejos de tal forma que algunas poblaciones de una especie dada llegan a transformarse tan drásticamente, que se crea un plan estructural básico, una nueva organización biológica, que caracteriza un nuevo phylum o clase de planta animal. Los procesos evolutivos básicos que ocurren aquí son los de especiación y otros fenómenos adicionales que trataremos más adelante. Alguna especie del grupo de los anélidos, por ejemplo, dio lugar a un nuevo plan estructural básico dentro del reino animal que hoy forma el phylum Artropoda.

Al originarse un nuevo plan estructural básico esta se diversifica enormemente, con lo cual llega utilizarse casi todos los recursos ecológicos disponibles, fenómeno que se denomina radiación adaptativa. El surgimiento de nuevas organizaciones biológicas y su posterior radiación adaptativa es lo que modernamente se denomina macroevolución.

Así, cuando surgieron los artrópodos como un nuevo plan estructural básico, estos organismos se irradiaron inmediatamente por toda la Tierra; ocuparon el espacio aéreo, la tierra firme y el mar y dieron lugar a insectos, arácnidos y crustáceos, entre otros. A su vez, los grupos menores también sufrieron radiación adaptativa, como fue el caso de los artiodáctilos, derivados de la gran radiación adaptativa de los mamíferos placentarios primitivos.

MECANISMOS GENERAL DE LA ESPECIACIÓN DIVERGENTE.

El proceso evolutivo que más ha influido en el origen de las aproximadamente cuatro millones y medio de especies de plantas y animales que pueblan hoy nuestra Tierra, es la especiación divergente.

Cada especie posee propiedades adaptativas particulares que la capacitan para realizar un determinado nicho natural en la comunidad donde viven. Estas

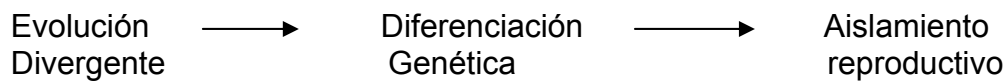
adaptaciones consisten en combinaciones de caracteres fenotípicos, determinados por combinaciones de factores genéticos. Dichas combinaciones de genes son protegidas de la desintegración por los mecanismos de aislamiento reproductivo (MAR).

El subimiento de una nueva especie será entonces básicamente la formación y fijación de una nueva combinación de genes por algunos de los tipos de especiación discutidos anteriormente (filética, divergente o hibridación). En realidad, las especiaciones divergentes y por hibridación, son casos particulares de la especiación filética, en el sentido de que en la primera, hay ramificación de la línea evolutiva y en la hibridación ocurren encuentros con otras líneas. Nuestra discusión se centrará pues, en las especiaciones del tipo divergente y por hibridación.

La nueva combinación genética, una vez formada y establecida en la población, se protege de la desintegración que implica su unión con la población ancestral mediante la divergencia, de tal forma que todas las poblaciones progenitoras y descendientes sufren especiación, en cuyo caso nos referimos al patrón dicotómico de especiación divergente. Pero la divergencia puede ocurrir solo en las poblaciones descendientes y permanecer la población ancestral sin cambiar, en este caso se hace referencia al patrón excurrente de especiación divergente.

Cuando las poblaciones divergen, al separarse de una ancestral, comienza a sufrir una diferenciación en sus caracteres morfológicos, fisiológicos y conductuales a consecuencia de caracteres. Cada acervo de genes de estructura sobre nuevas combinaciones alélicas adaptativas al nuevo ambiente donde cada población. Si la divergencia evolutiva continúa, las diferencias en constitución genética se acentúan y las poblaciones pueden llegar a ser tan diferentes en dicha constitución, que ya no pueden reproducirse entre sí y son reconocidas por los sistemáticos, como dos especies diferentes.

Las condiciones esenciales para la especiación divergente se dan en esta secuencia:



El aislamiento reproductivo lo producen los mecanismos de aislamiento reproductivo (MAR).

Un experimento de evolución divergente que ha seguido esta secuencia, se llevó a cabo en el maíz durante cincuenta generaciones de selección. A partir de una población original con tallos de longitud promedio y mazorcas centrales, se seleccionaron artificialmente dos líneas: una con tallos largos y mazorcas en posición altas; otras con tallos cortos y mazorcas en posición bajas. Al cabo de las cincuenta generaciones se produjeron marcadas diferencias genéticas que afectaron caracteres morfológicos y fisiológicos; entre estos últimos se encontraba la época de floración ya que las plantas de tallo corto florecían más temprano en la estación reproductora que las de tallo largo. De esta forma, ambas líneas adquirieron un incipiente aislamiento de reproductor de tipo estacional.

Para la mayoría de las especies, el proceso de la especiación divergente requiere de la separación física de las poblaciones (alopatría), como condición necesaria para la diferenciación genética; de otro modo el flujo genético, con su fuerte acción homogeneizadora, eliminaría toda diferenciación incipiente. En este caso hablamos de especiación divergente alopátrica o simplemente especiación alopátrica, denominada también especiación geográfica.

En algunos casos, hipotéticos o demostrados, el proceso de divergencia, diferenciación y aislamiento puede ocurrir sin necesidad de alopatría de las poblaciones y es por ello que se habla de especiación simpátrica.

Los elementos que forman el proceso de especiación son múltiples y variados. Todos ellos pueden ser combinados en 54 formas diferentes de especiación, pero muchas de estas son teóricamente improbables o imposibles. Del resto, indudablemente muchas han sido más frecuentes e importantes en la especiación de la mayoría de los organismos.

ESPECIACIÓN ALOPÁTRICA.

La teoría de la especiación alopátrica sostiene que el aislamiento espacial entre las poblaciones de una misma especie es una condición esencial para el desarrollo del aislamiento reproductor entre ellas. Sin este aislamiento, el flujo genético entre las poblaciones anula cualquier estado inicial de diferenciación genética marcada que se manifieste en cualquiera de las varias poblaciones que forman la especie.

La teoría de la especiación alopátrica plantea además que el estadio de la raza geográfica o subespecie, es la condición inicial y necesaria para la formación de especies por este mecanismo. A favor de ello está el hecho de que, en la práctica todas las especies forman razas geográficas y de que, en efecto, estas constituyen una auténtica divergencia evolutiva dentro de la especie.

¿Cómo observamos realmente este proceso en la naturaleza?

En los sistemas de poblaciones que forman las diferentes especies, podemos encontrar todos los grados de desarrollo del proceso de especiación alopátrica, desde una divergencia evolutiva nula, hasta poblaciones con mecanismos incipientes de aislamiento reproductor que aún no han constituido verdaderas especies.

Todos los estadios posibles de la divergencia, teniendo en cuenta la teoría de la especiación alopátrica, desde razas geográficas incipientes, pasando por condiciones intermedias, hasta especies simpátricas, se han encontrado en la naturaleza dentro de los sistemas de poblaciones de muchas especies. Los casos mejor conocidos son aquellos en los cuales, en determinadas áreas, las poblaciones de la misma especie se entrecruzan como se espera, pero en otras áreas, las poblaciones se comportan como especies diferentes, pues no se cruzan.

En Eurasia, el paro carbonero (*Parus major*) forma una cadena, de poblaciones contiguas, que se cruzan entre sí en determinadas zonas, pero que no lo hacen en otras.

Similar situación se ha encontrado para poblaciones de mariposas, bijiritas, gaviotas, martín pescador, salamandra, ratón del desierto y plantas del género *Gilia*, entre otros.

El evolucionista no puede seguir el proceso de especiación alopátrica, por lo que su trabajo consiste en inferir, con un alto grado de probabilidad, el curso de dicha especiación, de los patrones de distribución de los actuales sistemas de poblaciones. Con dichos estudios se ha confirmado que, efectivamente, muchas especies de aves, mamíferos, peces, insectos y plantas florales, principalmente, han sufrido un proceso de divergencia evolutiva (formación de razas), seguido de aislamiento físico (geográfico) y, posteriormente, de aislamiento reproductor (mecanismo de aislamiento).

Etapas de la especiación alopátrica. Durante el proceso de especiación alopátrica inferido de los estudios antes mencionados, se distinguen cuatro etapas: formación de razas, aislamiento físico y cese de flujo genético, reestructuración del patrimonio genético de la población y restablecimiento del contacto.

- 1- ***Formación de razas.*** La formación de raza es un proceso microevolutivo en el que intervienen las fuerzas evolutivas – selección natural, deriva genética, mutación, recombinación genética y flujo genético - y se da cuando se expande el área de distribución geográfica de la especie, o cuando de esta ocurren marcados cambios ambientales.

Todas estas fuerzas interactúan para producir una mayor y una menor divergencia evolutiva, que da lugar a razas poco o muy diferenciado.

Aunque la mutación es la última fuente de la variación genética, la fuente principal e inmediata de dicha variación, es la recombinación genética y el flujo genético entre poblaciones.

A medida que la especie va expandiendo su área de distribución, va encontrando nuevos hábitat, para los cuales necesita nuevas variaciones que surgen por recombinación genética, se esparcen por el flujo genético y se mantienen si se adaptan a la población por selección natural.

Si el flujo genético dentro de determinados hábitat es más fuerte que en otros, y, a su vez, si la selección natural también lo es, surgirán en dichas hábitat razas geográficas bien diferenciadas y adaptadas a ellos.

Si por el contrario, el flujo genético es intenso entre todas las poblaciones de la especie, independientemente que ocupan diferente hábitat y la intensidad de la selección es fuerte, la especie puede llegar a formar raza poco diferenciada y, en algunos casos, ninguna. Este es el caso, por ejemplo, de las especies de aves del hemisferio septentrional. Las aves no migratorias, cuyo flujo genético está localizado, tienen en promedio 7,2 razas por especie, mientras que las migratorias, que poseen un flujo genético intenso tienen solo 3,2 razas por especie. En resumen, un flujo genético fuerte retiene los caracteres más generales y fundamentales de la especie e impiden la diferenciación local.

El papel principal de la selección natural en la formación de razas, se infiere al observar que la mayoría de los caracteres raciales son adaptativos. Las diferentes razas de una especie tienen caracteres morfológicos y fisiológicos que están obviamente correlacionados con diferentes aspectos del ambiente donde vive la raza (temperatura, suelos predadores, etc.). De igual forma, un patrón general de variación racial se presenta frecuentemente de forma paralela en especies no directamente relacionadas, pero que se enfrentan en condiciones ambientales similares.

El tamaño en aves y mamíferos, carácter que diferencia muchas razas en estos grupos, es un ejemplo claro de lo señalado anteriormente.

El tamaño está relacionado con la eficiencia en la termorregulación, y las razas de climas cálidos de ambos grupos, son generalmente más pequeñas que las que habitan en climas templados. Igualmente, muchas razas insulares de

especies de plantas no relacionadas, de los géneros *Artemisia*, *Leontodon*, *Rumex*, *Silen* y *Allium*, desarrollan caracteres similares como el enanismo y las hojas estrechas, pequeñas y con paredes gruesas, para hacer frente al mismo factor ambiental, la sequía.

Toda la discusión anterior es válida, si las poblaciones que forman las diferentes formas las diferentes razas son de un tamaño relativamente grande.

Cuando las poblaciones son pequeñas, la deriva genética también puede entrar a formar parte de los factores que producen diferenciación racial. Esta se manifiesta principalmente en el hecho de una distribución irregular de caracteres raciales en relación con los gradientes ambientales, así como la presencia de caracteres aberrantes en las pequeñas poblaciones periféricas (ínsulas geográficas) en le área de distribución de la especie.

Los caracteres terrestres de las Islas del Pacífico (géneros *Achatinella* y *Partula*), son un claro ejemplo de la acción de la deriva genética en el proceso de formación de razas. En estas Islas, las poblaciones de caracoles son pequeñas y están separadas por profundos valles y desfiladeros que aíslan eficazmente estas poblaciones. Sin embargo, los acentuados caracteres raciales de las especies de estos caracoles, no se corresponden con ningún gradiente ecológico o geográfico, lo cual indica que muchas de ellas se fijaron por azar en las diferentes poblaciones.

2- **Aislamiento físico y cese del flujo genético.** En la mayoría de los casos la formación de razas geográficas en el paso inicial para la formación de nuevas especies. Pero si este proceso no va más allá, las razas pueden llegar a diferenciarse enormemente una de otra, pero siempre siguen formando parte de la especie original, unidas entre sí por el proceso del flujo genético, que permite el intercambio de formación genético, que permite el intercambio de información genética entre individuos, poblaciones y razas dentro de la especie.

No obstante, en los diferentes sistemas de poblaciones, este flujo genético varía ampliamente en su intensidad, en dependencia de los hábitos de la especie (reproducción, hábitos migratorios, etc), el ambiente y la distancia entre las poblaciones.

En la especiación alopátrica, lo esencial es que ocurra una separación física en áreas geográficas separadas, de una o varias de las razas que forman una especie; de este modo, la fuerza conservadora del flujo genético es eliminada y la población o las poblaciones aisladas pueden seguir ahora un desarrollo evolutivo independiente del resto de las otras poblaciones de la especie.

El grado en que flujo genético se manifestaba en los sistemas de las poblaciones de la especie ayuda enormemente en este proceso. Así, dos poblaciones en los extremos de un clima de una especie, pueden constituir razas bien diferenciadas, y aunque estén unidas por poblaciones intermedias, su flujo genético será muy débil. Por consiguiente, si dichas poblaciones intermedias desaparecen y los extremos quedan separados geográficamente, esas poblaciones pueden divergir rápidamente y convertirse en poco tiempo en nuevas especies.

En las razas geográficas disyuntas, que se encuentran separadas por barreras naturales, la separación física de las poblaciones es mucho más probable, ya que dicha barrera puede cambiar y hacerse intransitable para la especie, y quedarían así algunas poblaciones aisladas del resto de la especie.

En la naturaleza, los continuos cambios que se llevan a cabo en la superficie de la Tierra y en los océanos, suministran suficiente material para el surgimiento de eficientes barrera que pueden aislar físicamente determinadas poblaciones. Entre ella tenemos: el desvío del curso de los ríos, el surgimiento de montañas y glaciales, los cambios de vegetación, los cambios permanentes de clima, las corrientes marinas y muchas otras, las cuales, al interponerse entre dos o más poblaciones, constituyen factores

ecológicos limitantes para la expansión y ulterior reunificación de las poblaciones recién asiladas.

Un ejemplo de la aparición de múltiples barreras geográficas, lo tenemos en el surgimiento de nuestro archipiélago, el cual fue el resultado de múltiples procesos de elevación y descenso sobre el nivel del mar, intrusiones, plegamientos, erosión y sedimentación de la corteza terrestre. Todo ello fue dando forma progresivamente a nuestro archipiélago, hasta llegar a lo que hoy conocemos. Durante este período. Muchas zonas quedaban aisladas unas de las otras, por de brazos de mar, barreras montañosas, ríos, etc., lo cual motivó el cese del flujo genético entre muchas poblaciones y originó así muchas especies.

La separación física de las poblaciones y sus consecuencia el cese del flujo genético, son condiciones necesarias, aunque no suficientes, para llevar a término el proceso de la especiación. Muchas poblaciones de la misma especie han permanecido separadas por millones de años y, sin embargo, sus diferencias son muchos menores que la variación dentro de una población o entre poblaciones vecinas.

Tal es el caso de la col fétida (*Symplocarpus foetidus*), que vive en zonas pantanosas de Norteamérica y China; ambas poblaciones no intercambian genes desde hace millones de años pero siguen siendo similares en todas las características. Esto se explica porque, aunque separadas, han ocupado el mismo hábitat y, por lo tanto, han estado sometidas a las mismas presiones selectivas. Por consiguiente, para que el proceso de especiación siga adelante, es necesario, además de la separación física entre las poblaciones, que estas se encuentran sometidas a diferentes presiones de selección.

¿Qué grado de separación necesitan las poblaciones, para que cese de manera efectiva el flujo genético?

Este problema aún no está claro, pero si es evidente que depende de la movilidad del organismo. Aquellas especies muy móviles, que viajan largas

distancias, como las aves y los grandes mamíferos, posiblemente necesitan grandes barreras geográficas, al igual que las plantas que diseminan ampliamente sus semillas. Cuando se trata de organismos pequeños y sedentarios, y, particularmente, de parásitos especializados, el grado de separación espacial no debe ser muy grande.

3- **Reestructuración del patrimonio genético de la población.** Una vez ocurrida la separación física entre las poblaciones, estas siguen un curso evolutivo independiente, y como en definitiva ellas representan segmentos genéticos diferentes de la población original y se encuentran en ambientes diferentes, las nuevas combinaciones genéticas que surgen interactúan con las nuevas presiones selectivas del ambiente, de lo cual resulta que cada población aislada reestructura de manera independiente su patrimonio genético; como consecuencia inevitable, aunque no siempre, dichos fondos genéticos son incompatibles entre sí, y con el de la población original.

En resumen, aparecen los mecanismos de aislamiento que mantienen separadas reproductivamente a las nuevas especies, y que permiten reconocerlas como tales. Dichos mecanismos ya se encuentran desarrollados de forma incipiente entre las razas de una especie, como ocurre con las preferencias ecológicas en las plantas; la época de reproducción en los peces, plantas con flores, sapos y pinos; la estructura de los genitales en mariposas y escarabajos; los polinizadores de plantas florales, etc., los que presentan una acusada variación geográfica. Estos mecanismos de aislamiento precigóticos surgen como subproducto de la divergencia y diferenciación de las poblaciones de las especies, lo único que falta es reforzarlo para que sean más eficientes, y esto es precisamente lo que ocurre cuando las nuevas especies restablecen el contacto, como trataremos más adelante.

Por otro lado, los mecanismos de aislamientos poscigóticos surgen también como un subproducto, fundamentalmente de la reestructuración del patrimonio genético de la población, ya que al crearse nuevas combinaciones de genes altamente coadaptados en sus actividades fisiológicas – durante la ontogenia

del individuo -, los cruces entre poblaciones que han sufrido este proceso producen individuos inviables o estériles, al no ser compatibles los genes en dichos cruces, por sus diferencias fisiológicas.

Si los mecanismos de aislamiento surgen como un subproducto de la divergencia evolutiva, debe esperarse que las poblaciones más distantes dentro de una especie presenten un aislamiento reproductivo mucho más marcados que las poblaciones contiguas. Esto es lo que realmente se ha observado en muchos casos, como en la planta crucífera *Steptanthus glandulosos*, que forma numerosas razas geográficas disyuntas en la costa suroeste de Norteamérica; en esta especie, se encontró una correlación real entre la fertilidad de los híbridos interpoblacionales y la distancia geográfica que los separaba: a mayor distancia entre poblaciones, mayor era la esterilidad.

Otros casos bien documentados y con iguales resultados, se han reportado para las plantas *Clarkia biloba* y *Picea sp.* Y para varias especies de ranas, sapos y salamandras.

El surgimiento de mecanismos de aislamiento es la condición necesaria y suficiente para la formación de una nueva especie, ya que si modernamente hemos definido esta como un sistema genético cerrado, que no intercambia genes con grupos similares, gracias precisamente a la existencia del aislamiento reproductivo producido por los mecanismos de aislamiento, el surgimiento de los mismos, de por sí, Aregua el status específico de una población.

Es muy probable que la formación de mecanismos de aislamiento implique el surgimiento de sistemas de genes complementarios, de tal forma, que a partir de la especie ancestral con genotipo aabb, por ejemplo, se hayan derivado por mutación y selección, las subespecies con genotipos AA bb y aaBB, cuyo cruce sería incompatible, si A y B interactúan para producir algún tipo de mecanismo de aislamiento, como inviabilidad, esterilidad, preferencias ecológicas, etcétera

4- **Restablecimiento del contacto.** Si bien con las anteriores etapas se ha culminado el proceso de surgimiento de una nueva especie, el restablecimiento del contacto de las poblaciones que se habían separado (ya sea de las poblaciones hija entre sí, o de estas con al ancestral), constituyendo nuevas especies, es un proceso que ayuda a completar de forma definitiva la formación de las nuevas especies. Como se aprecia, este proceso no es necesario para el surgimiento de una nueva especie, pero como la barrera física con el tiempo desaparece, y como todo organismo tiende, tarde o temprano, a expandir su área de distribución geográfica desde su lugar de origen, se comprende que el restablecimiento debe ser un fenómeno evolutivo bastante común.

Otro ejemplo lo constituye la mariposa *Junonia sp*, pues en Cuba la raza de Centroamérica ha establecido recientemente el contacto con al raza más antigua de Norteamérica, pero ya no se cruzan, por lo que pueden considerarse especies distintas.

Una vez puestas en contacto las formas ancestrales y descendientes, ellas van a interactuar de dos formas básicas: genética y ecológicamente. La interacción genética se refiere a la posibilidad de cruce entre varias formas, lo cual representa una desventaja para ambas especies ya que la F_1 es inviable, estéril, o inadaptada a los ambientes parentales. La interacción ecológica se refiere al hecho de que como ambas especies son muy similares en sus requerimientos ecológicos, ellos compiten entre si de forma intensa por los mismos recursos del ambiente.

Cuando el contacto de restablece pueden ocurrir dos cosas, según el grado de diferenciación genética que hayan alcanzado las poblaciones. Cuando existe poca diferenciación genética, en las poblaciones se producen híbridos libremente, al no existir aún mecanismos de aislamiento incipientes. Por consiguiente, los híbridos son fértiles y se reestructuran un nuevo patrimonio

genético, a consecuencia de los cambios evolutivos por separado de las dos poblaciones ahora en fusión.

Por ejemplo, dos razas disyuntas pueden restablecer el contacto e intercruzarse. Dicho cruzamiento da lugar a una población extremadamente variable; y si ese cruzamiento es muy extenso y perdura mucho tiempo, las razas originales desaparecen, y dan lugar a otra nueva de origen híbrido.

También puede suceder que exista una marcada diferenciación genética, como resultado de la reestructuración del patrimonio genético, en cuyo caso las nuevas especies en contacto originan híbridos (interacción genética) al no estar plenamente desarrollados los mecanismos de aislamiento. Los híbridos que se producen son inviables o estériles, lo cual representan un desperdicio de gametos para la especie y, por lo tanto, la tendencia a la hibridación constituye un carácter desventajoso; la selección natural favorecerá los individuos con tendencia a no producir híbridos con la otra especie, lo cual ocurre mediante el refuerzo algunos de los mecanismos precigóticos, que precisamente impiden la fecundación.

Patrones dicótomos y excurrente de especiación alopátrica. Las cuatro etapas de a especiación alopátrica las siguen tanto el patrón dicótomos, como el excurrente, pero los tipos de organismos, agentes evolutivos prevalecientes y duración de cada etapa, varían de un patrón a otro.

El patrón dicótomos es el tipo prevaleciente es las formas dominantes de la vida, por lo que se ha considerado el modo típico de especiación (fig. 12.14). Las especies que sufren este patrón son generalmente politípicas, y muy móviles; sus poblaciones son grandes, panmícticas, polimórficas, y están sometidas al tipo de selección estabilizadora que favorece al heterocigoto. Entre estos grupos están los grandes mamíferos, las aves y los árboles maderables.

La ventaja del heterocigoto trae dos consecuencias para estas poblaciones:

- Puede ampliarse fácilmente su área de distribución, ya que en la condición heterocigótica se retienen muchos alelos distintos, cuya recombinación produce genotipos potencialmente adaptados a nuevos hábitat.
- Se produce por segregación una producción de homocigotos menos adaptados que los heterocigotos, por lo cual la especie debe poseer una alta fecundidad (posibilidad de dejar progenies vivas y a término), para poder hacer frente a este hecho.

Este último solo es posible en comunidades naturales estables, y si la especie es dominante o subdominante dentro de su comunidad.

Fig. 12.14 Esquema general del proceso especiación alopátrica. A) población local. B) poblaciones aisladas no diferenciadas. C) razas geográficas. D) semiespecies con aislamiento reproductivo parcial. E) especies alopátricas. F) especies simpátricas. X, barrera natural.



El patrón de especiación divergente excurrente denominado también especiación cuántica, se manifiesta preferentemente en pequeñas poblaciones periféricas del margen del área de la especie o en pequeños grupos colonizadores. En ella los agentes evolutivos predominantes son, además de la selección natural, la deriva genética, con su efecto de fijación aleatoria de genes, y la consanguinidad, con su efecto de aumento de la homocigosis; ambos motivados por el pequeño tamaño de la población.

Determinadas combinaciones de caracteres, radicalmente distintos de la población ancestral, pueden surgir en estas pequeñas poblaciones por recombinación, y ser fijadas en homocigosis por consanguinidad, deriva genética y selección natural, en el tiempo relativamente corto. Si estas combinaciones nuevas confieren una buena adaptación a la población, esta puede multiplicarse rápidamente y expandir su área. Con el aumento del tamaño de la población, se restituye la heterocigosis perdida, pero en una nueva combinación de genes muy distinta de la especie ancestral. Este proceso se postula que ha operado en la especiación del género *Drosophila* en Hawaii.

En la distribución de las razas del martín pescador de Nueva Guinea (*Tanysiptera galatea*), se observan de forma incipientes de ambos tipos de patrones. Las razas de la gran isla Nueva Guinea son todas muy parecidas, forman grandes poblaciones y el flujo genético entre ellas es marcado. Sin embargo, en las pequeñas islas que rodean a la grande, se encuentran pequeñas poblaciones que difieren marcadamente entre si y con las de la isla grande, e incluso una población ha sido elevada a la categoría de especie (*T. hydrocharis*).

Dos especies de plantas del género *Clarkia*, de la Sierra Nevada de Norteamérica, también parecen haber sufrido una rápida especiación cuántica. *C. lingulata* con toda seguridad se derivó de *C. biloba*, diferenciándose rápidamente de ella en muchos caracteres; *C. biloba* posee pétalo bilobulados, 16 cromosomas y se produce por alogamia; *C. lingulata* posee pétalos normales 18 cromosomas (difiere en dos translocaciones recíprocas), y posee autofecundación.

Especiación alopátrica y estabilidad ambiental. Si el proceso de especiación alopátrica por el surgimiento de barreras físicas y la posterior diferenciación de la población es cierto, entonces debe esperarse una relación entre el grado de especiación y la estabilidad ambiental.

En aquellas regiones de ambiente inestable, con un clima que cambia relativamente rápida, donde se están llevando a cabo continuos movimientos orogénicos, actividad volcánica, etc, se han encontrado muchas poblaciones alopátricas en la frontera entre razas y especie, así como muchas especies que solo recientemente se han vuelto simpátricas y están separadas por mecanismo de aislamiento pobremente desarrollados.

Por el contrario, regiones climáticas y geológicamente estables por los largos períodos de tiempo, poseen unas pocas especies en las que se ha alterado su área geográfica recientemente, pero muchas especie establecidas por largo tiempo han sufrido consecuentemente por selección natural, un largo período de reforzamiento de los mecanismos de aislamiento.

Una revisión de la hibridación de los peces, ha relevado precisamente esta situación. En regiones de arroyos del desierto que varían grandemente de estación y en los lagos glaciales relativamente recientes, la fauna de peces es pobre en especies, estas nos se definen fácilmente y la hibridación es común. Por otra parte, en los arrecifes de coral de las regiones tropicales – hábitat que ha permanecido estable por un largo período de tiempo- , la fauna de peces es muy rica, incluye muchos grupos de especies relacionadas simpátricas y sintópicamente sobre amplias áreas, y han desarrollado fuertes y característicos mecanismos de aislamiento.

MACROEVOLUCIÓN.

PATRONES DE CAMBIOS EVOLUTIVOS.

La macroevolución se refiere a la evolución de los grandes grupos de organismos, tales como artrópodos, moluscos, plantas con flores y mamíferos. Estos patrones abarcan complejos procesos evolutivos en gran escala, por lo queda aún mucho por investigar sobre ellos. En la base de ambos procesos se encuentran los mecanismos que promueven la microevolución y la especiación, pero también ocurren nuevos fenómenos evolutivos peculiares a estos nuevos procesos.

La información fundamental para el estudio de la microevolución proviene de los datos paleontológicos, aunque la anatomía comparada de las formas actuales también brinda en muchos casos buena información. Dichos datos paleontológicos, aportados por los fósiles, permiten dividir la especie de la Tierra en eras y períodos geológicos, mediante los cuales reiteradamente ocurrieron eventos microevolutivos.

Es evidente que algunos patrones de cambios evolutivos implican progreso con respecto a determinadas características, mientras que otros no tienen que mostrar dicho progreso. La anagénesis es un cambio en alguna característica dentro de un grupo de organismo relacionado a través del tiempo. El cambio no necesariamente es en complejidad, pero debe extenderse sobre una serie, de manera que las últimas formas sean progresivamente más diferentes que las primeras. Los cambios anagenéticos continuos conducen a descendientes con nuevos caracteres y capacidades superiores de sus antepasados. Una serie de tales caracteres y capacidades constituyen un grado. Evolucionar desde un grado a otro requiere el progreso evolutivo neto. Los reptiles son de sangre fría; las aves evolucionaron de los reptiles y se convirtieron en animales de sangre caliente durante el proceso, por esta capacidad funcional enteramente nuevas y muchas otras, han alcanzado un nuevo grado. La cladogénesis es la división de un linaje ancestral en dos o más linajes fijos. Puesto que las especies hijas divergen de una especie antecesora común, el cambio ocurre al menos en una de ellas. Por consiguiente, un evento de cladogénesis produce gran número de nuevos linajes y multiplica en alto grado el número de especies diferentes presentes. La estasingénesis se aplica a linajes que no muestran cambios significativos a través de un largo período de tiempo; ellos permanecen evolutivamente estables, sin mostrar un cambio progresivo.

Un clado es una sola rama de un evento cladogenético. Puede ser una rama “desnuda” de un solo linaje, o puede tener muchas ramitas resultantes de nuevos eventos cladogenéticos. Sin embargo, todos los miembros de clado poseer al fundador de este antepasado común, es decir, se un grupo monofilético.

VELOCIDADES EVOLUTIVAS.

Durante todo el desarrollo de la vida en la Tierra, los grupos de organismos no evolucionaron a la misma velocidad. La educación que se saca del registro fósil, es que algunos grupos dentro de una misma línea evolutiva han cambiado muchos y otros, solo de manera muy ligera, a partir de un mismo ancestro común durante el mismo período de tiempo.

Los ejemplos clásicos de evolución lenta, son los llamados fósiles vivientes, los cuales han llegado a nuestros tiempos desde eras remotas, solo con ligeros cambios. En Cuba existen cuatro de dicho fósiles vivientes, la palma corcho (*Mycrocycas calocoma*), el almiquí (*Solenodun cubanus*), el manjuarí (*Atractosteus tristoechus*) y la lagartija de hojarasca (*Cricosauria típica*).

Las velocidades de evolución, no solo difieren entre líneas evolutivas separadas, a través del mismo período de tiempo, sino que también ocurren distintas velocidades de evolución dentro de una misma línea, en diferentes tiempos de su historia evolutiva y, además, para complicar aún más el cuadro, diversos órganos pueden variar en cuanto a sus velocidades de evolución, lo que se denomina evolución en mosaico.

Los evolucionistas actuales distinguen tres tipos de velocidades de evolución: lentas (que implican una transformación lenta del grupo o su estancamiento evolutivo) medias y rápidas. Las velocidades evolutivas se miden por las tasas de evolución, o sea, el cambio evolutivo por el cambio por unidad de tiempo y, por lo general, se expresan como el número de táxones (géneros, clases, familias) originados por millones de años.

Las tasas evolutivas medias para un grupo en cuestión, se denominan horotélicas, y se toman como referencia para deducir los otros dos tipos de tasas: las braditélicas que se corresponden con la evolución lenta y las taquitélicas, relacionadas con la evolución rápida. De forma general, casi todos los grupos presentan una gran actividad de líneas evolutivas con tasas de evolución horotélicas y braditélicas, pero muy pocas de dichas líneas exhiben tasas de evolución taquitélicas.

Las diferencias en velocidades de evolución pueden atribuirse a dos causas: la estabilidad o no de las condiciones ambientales y las características inherentes a los organismos que determinan su reacción al ambiente.

Una población que habita en un ambiente estable, una vez que ha alcanzado la máxima adaptación a este, mantiene esa adaptación por un largo período de tiempo, gracias a la acción de la selección natural estabilizadora. Por el contrario, una población que vive en un ambiente cambiante, está sometida a los efectos de selección natural direccional y responde al cambiar de forma continua, en concordancia con el ambiente. De acuerdo con esto, debe esperarse que los grupos con tasas braditéticas de evolución, vivan en ambientes que han permanecido estable por mucho tiempo y en aquellos que se encuentran en ambientes muy cambiantes, presentan tasas de evolución taquitéticas.

Entre los mamíferos existe evidencia de lo antes planteado. La zarigüeya, mamífero marsupial y verdadero fósil viviente del Cretáceo (hace 80 millones de años) está perfectamente adaptada a la vida en el ambiente forestal de sus zonas naturales, el cual ha existido por millones de años. La estabilidad ambiental es la causa que explica la existencia hasta nuestros días de casi todos los fósiles vivientes.

La familia de los caballos, sin embargo, atravesó primero un período de estabilidad en el ambiente forestal donde vivían los primeros caballos del Eoceno; pero al pasar estos a la vida en sabana, durante el Mioceno, experimentaban tasas de evolución taquitéticas que diversificaron mucho la familia, en un período relativamente corto.

Entre las características inherentes a los organismos que influyen en sus tasas de evolución, tenemos la duración entre las generaciones, la estructura y el tamaño de las poblaciones y su nicho ecológico en relación con la alimentación (nicho trófico).

Respecto a la primera característica, en organismos con generaciones cortas pueden tener tasas de evolución más rápidas en períodos de cambios

ambientales, que organismos con largos períodos entre una generación y la siguiente. Igualmente, poblaciones pequeñas que han estado aislados por largo tiempo y que por efecto de la deriva genética tienen muchos genes homocigóticos, pueden sufrir cambios evolutivos mucho más rápidos, que las grandes poblaciones de donde se derivaron.

La posición de un organismo en la pirámide trófica de un ecosistema (nicho trófico) puede afectar también las tasas de evolución. Por lo general, los organismos productores y consumidores primarios, presentan tasas de evolución promedio lentas, ya que su potencial reproductivo es grande para hacer frente a los grandes depredadores, muchas de sus muertes no son selectivas y, por consiguiente, es baja la eficiencia de la selección natural, factor impulsor de la tasa de evolución. Por el contrario, los consumidores secundarios, sometidos fundamentalmente a la competencia, tienen un componente selectivo muy fuertes en sus muertes, lo que origina tasas de evolución rápidas, como en realidad ha sido encontrado en tales tipos de organismos.

Es indudable que los diferentes factores que afectan las tasas de evolución no trabajan aislados, sino en conjunto, de tal forma que si un organismo presenta una tasa de evolución braditélica, ello puede deberse en parte al bajo componente selectivo en sus muertes, a la estabilidad ambiental y al gran tamaño de sus poblaciones.

MODELO ECOLÓGICO DE LA MACROEVOLUCIÓN.

Para describir de una forma adecuada la evolución de los grupos de organismos o macroevolución, se ha desarrollado el concepto de zona de adaptación, que permite formular un modelo ecológico, en cuanto a los cambios que se operan en el ambiente y las respuestas que dan los organismos a estos, para producir el proceso macroevolutivo. Una zona de adaptación es donde se realiza el nicho ecológico de un grupo sistemático superior, dentro del cual está "confinado", pues ha desarrollado adaptaciones, que solo lo adecuan a esta zona. Desde este punto de vista, la macroevolución es el paso, de una adaptación a otra, por algún grupo de organismo que logra

establecerse en dicha zona y se irradia hacia sus diferentes subzonas y produce una radiación adaptativa (Fig.12.15).

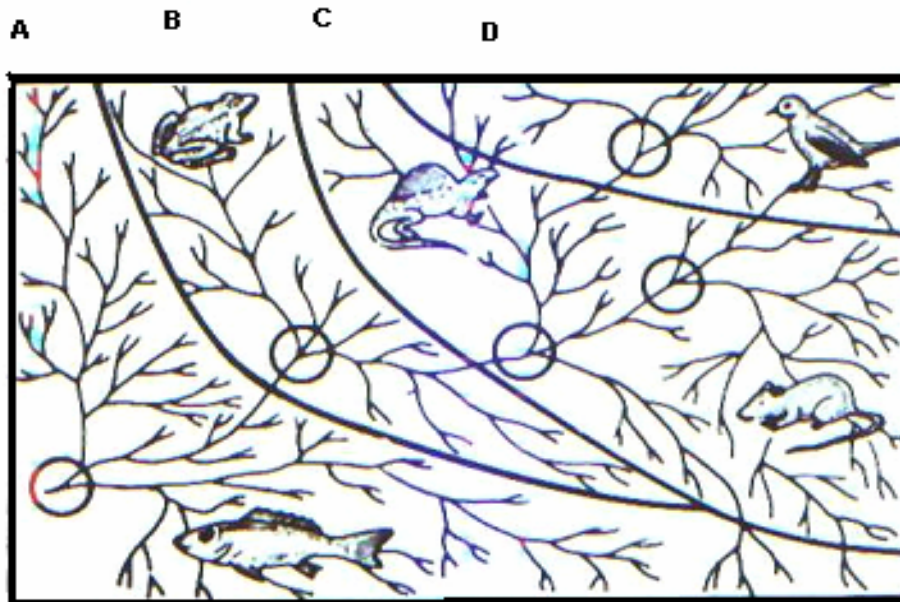


Fig. 12.15: Esquema general del proceso macroevolutivo en los vertebrados con cuatro zonas adaptativas. A. ambiente acuático. B, zona de transición agua – tierra. C, ambiente terrestre. D. ambiente aéreo. El paso de una zona adaptativa a otra, por determinados grupos de la macroevolución.

En a los diferentes grupos a nuevas zonas adaptativas. Se realizan entonces múltiples intentos de conquista de las nuevas zonas, hasta que unos de los grupos logran establecerse con éxito. Muchas algas, por ejemplo, intentaron conquistar la zona costera y la tierra firme, pero solo dos lograron con éxito hacer esto y mantenerse hasta el presente en las formas evolucionadas que conocemos como briofitas y plantas superiores.

El paso de una zona de adaptación a otra debe ser un proceso evolutivo relativamente rápido, ya que debe compensarse la extrema selección natural que se lleva a cabo, en un hábitat al cual no se está completamente adaptado.

La nueva zona de adaptación debe ser ecológicamente, no deben existir especies que puedan competir con las recién llegadas; de existir estas, deben

ser competitivamente inferiores, para que la nueva forma tenga éxito. Además, las necesidades adaptativas deben ser nuevas y generales.

La radiación adaptativa casi siempre sigue inmediatamente exitoso de la nueva forma recién llegada.

La evolución de los reptiles, como grupo que da lugar a un nuevo plan de organización biológica, ilustra muy bien las cuatro características anteriores. Primeramente, numerosas líneas divergentes, dentro del grupo de anfibios primitivos, intentaron de diferentes formas la conquista de la zona adaptativa tierra firme. Solo un grupo, el de los estegocéfalos, dio lugar al grupo de los reptiles.

El paso de la zona adaptativa agua – tierra firme se hizo en un período relativamente corto del tiempo geológico. La nueva estaba vacía desde el punto de vista ecológico, ya que no existían competidores. El hábitat terrestre, las nuevas necesidades adaptativas estaban principalmente en el hecho de desarrollar una piel impermeable para impedir la desecación en el adulto, y en la puesta de los huevos en tierra, lo cual permitirá el desarrollo del embrión fuera del agua. Finalmente, una gran radiación adaptativa siguió a la conquista exitosa de la tierra firme por los reptiles.

Al estudiar el proceso de la macroevolución encontramos entre las formas que lo han sufrido, determinadas características comunes a todas ellas, como son las que se refieren seguidamente:

- 1- Son formas generalizadas del grupo sistemático del cual proceden, es decir, no presentan grandes especializaciones con respecto a determinados requerimientos ecológicos. Los insectívoros primitivos, por ejemplo, dentro del grupo del grupo de mamíferos ancestrales, eran formas bastante generalizadas en su anatomía (de lo que se deduce que también lo eran en otros aspectos de su biología, como reproducción, conducta, etc.) y ellos fueron los que dieron origen a todos los grandes grupos de mamíferos placentarios contemporáneos.

- 2- Estas formas comienzan como una especie diferente del grupo ancestral y, con posterioridad, al irradiarse, forman la nueva categoría sistemática. Entre los helechos primitivos, por ejemplo, las formas que darían lugar a las plantas con semillas, constituían una de las pocas especies diferenciadas en la peculiaridad de llevar los gametofitos sobre el esporofito.
- 3- Son formas con estructuras preadaptadas a las nuevas condiciones ambientales. Una estructura preadaptada es aquella que funcionando en un ambiente X, está potencialmente adaptada (preadaptada) a funcionar en otro ambiente. Y por su estructura y sus relaciones anatómicas. Las mandíbulas de los peces primitivos constituyen un ejemplo de evidente de órgano preadaptado. Las estructuras preadaptadas para funcionar como mandíbulas. Los arcos branquiales funcionaban como armazón de las hendiduras branquiales. Los cambios ambientales crearon la necesidad de un órgano de aprehensión y la selección natural transformó estos arcos branquiales en mandíbulas, ya que ellos, por su posición y estructuras, estaban preadaptadas a tal función.
- 4- Son formas con gran variabilidad genética de reserva. Esto explica cómo a partir de insectívoros primitivos pudieron surgir por radiación adaptativa grupos tan disímiles como los cetáceos, artiodáctilos y primates.

Una vez completado el paso de una zona de adaptación a otra, la forma recién llegada tiende a utilizar todos los recursos ecológicos vacantes que se encuentran en la nueva zona. Evidentemente, esto crea una gran cantidad de nuevos nichos ecológicos producidos por una gran diversidad de presiones selectivas que, interactuando con la variabilidad genética de reserva que posee la nueva forma, produce una enorme divergencia evolutiva conocida con el nombre de radiación adaptativa.

RADIACIÓN ADAPTATIVA. Y EXTINCIÓN.

Una vez ocurrido con éxito el paso a una nueva zona adaptativa y un cambio drástico el genoma del organismo invasor, la nueva forma sufre lo que se

denomina radiación adaptativa (RA), al ocupar todas las subzonas disponibles dentro de la nueva zona.

Todos los grandes grupos sistemáticos, sean helechos o trilobites, plantas con flores e insectos, han sufrido adaptación adaptativa. En todos ellos se distinguen ciertas características comunes que permiten hacer generalizaciones sobre este importante proceso evolutivo.

En primer lugar tenemos, como elemento común de este proceso, que toda RA sigue a la adquisición de alguna adaptación general que surge por el proceso de la macroevolución. Los reptiles se irradiaron después de haber desarrollado adaptaciones generales a la vida terrestre, como consecuencia del paso a una vida anfibia a una terrestre.

Las diferentes formas que irradian del antepasado común generalizado, al ir adquiriendo nuevos nichos ecológicos, se van especializando cada vez más. Esto trae como consecuencia una mejor adaptación de las diferentes formas y, al mismo tiempo, la extinción de muchas de ellas, al entrar en competencia con otras mejor adaptadas, o la sufrir cambios el ambiente al cual no pueden hacer frente por la especialización alcanzada.

A este respecto, el proceso de especialización es irreversible y queda anunciado en la regla de la irreversibilidad del proceso evolutivo o **regla Dollo** que postula: cuanto más especializado sea un órgano y más completamente se pierda, menos probable será que reaparezca en forma idéntica, por la improbabilidad que se vuelvan a presentar los múltiples y complejos factores que dieron origen.

La recuperación de estructuras complejas y especializadas, una vez perdida durante el curso de la evolución, es solo aparente. Los cetáceos primitivos, por ejemplo, tenían muchos dientes todos iguales, especializados para un tipo determinado de dieta, los que se modificaron mediante durante el curso de su evolución, como adaptación de un tipo de dieta. De estas formas se derivan los cetáceos actuales, que también tienen muchos dientes todos iguales,

adaptados al mismo tipo de dieta de los cetáceos primitivos, pero que obtuvieron por mecanismos evolutivos enteramente diferentes. Aquí, el mismo ambiente produjo similares presiones selectivas, que al actuar sobre genotipos similares, dio como resultados similitudes aparente entre las formas.

Durante el curso de radiación adaptativa, en las diferentes líneas evolutivas surgidas se van perfeccionando persistentemente determinadas características (tendencias evolutivas) lo cual da la falsa impresión de que la línea tiene hacia su perfección. Como ejemplo tenemos reducción de los dedos en los équidos, y del gametofito en plantas superiores, aumento en complejidad del sistema nervioso en los homínidos y otros.

Lo que en realidad sucede es que, si un grupo de organismos, emprende una vía evolutiva guiado siempre por la selección natural, ellos van adaptándose tan estrechamente a su ambiente, que son necesarios cambios mayores para desviarlo de la tendencia ya emprendida, que para mejorarla aún más. En otras palabras, existen mayores probabilidades de un progreso ulterior en la tendencia ya emprendida, que de un desvío de ella.

Por consiguiente, si al principio, en la forma generalizadora, todas las vías selectivas tenían más o menos la misma probabilidad de realizarse, con el ulterior perfeccionamiento y especialización de las líneas derivadas de dicha forma, solo determinadas vías selectivas tienen una gran probabilidad de realizarse, lo cual produce la falsa impresión de la tendencia al perfeccionamiento. Realmente, durante la radiación adaptativa se dan muchas tendencias evolutivas, pero solo persisten las mejor adaptadas; por ello, es erróneo hablar de una sola tendencia evolutiva en cualquier grupo.

La tendencia evolutiva más generalizada entre todos los grupos de organismos, es la tendencia al aumento del tamaño que se observa en las líneas evolutivas de protozoos, plantas, mamíferos, etc. El incremento de tamaño evidentemente tiene ventaja selectiva y esta tendencia evolutiva, acoplada con el crecimiento alométrico, explica mucho de los principales cambios ocurridos en los grandes grupos sistemáticos.

Todas las líneas irradiadas del tronco común se especializan ininterrumpidamente, pero la intensidad con que se lleva a cabo esta especialización es diferente. Por consiguiente, las líneas tienen diferentes velocidades de evolución, Aun dentro de las mismas líneas, no todas las estructuras anatómicas evolucionan a la misma velocidad.

Dentro de los diferentes grupos sistemáticos ocurren múltiples relaciones adaptativas y sobreviven por lo general muy pocas formas de cada una de dichas radiaciones. Entre los monos antropomorfos, por ejemplo (nuestros parientes animales más próximos), al menos se conocen dos grandes radiaciones adaptativas, llevadas a cabo en África: una, a partir de los monos dryopitecos, cuyos descendientes actuales son los orangutanes, gorilas y chimpancés y otra, a partir de los prehumanos australopitecos, formas derivadas de la radiación anterior y cuya única forma sobreviviente es la especie humana.

Durante las radiaciones adaptativas, surgen las categorías sistemáticas sobre el nivel de especie, es decir, los géneros, las familias y los órdenes, en esta secuencia.

Según los datos de la paleontología, las mayores, radiaciones adaptativas, ocurrieron durante los grandes cambios geológicos en que produjeron apreciables alteraciones del ambiente terrestre biótico y abiótico.

La RA siempre implica divergencia evolutiva, pues a partir de un tronco común generalizado, surgen varias líneas que van divergiendo al irse adaptando a las nuevas subzonas. A partir de los insectívoros (forma generalizada de mamífero placentario) irradian varias líneas especializadas de mamíferos, como los quirópteros, los cetáceos y los perisodáctilos, cada uno adaptado a diferentes condiciones ecológicas.

Durante la RA se produce convergencia evolutiva, es decir, existe la tendencia a que se produzcan líneas evolutivas que convergen en determinados caracteres, aunque conservan las adaptaciones generales de su grupo. Los

ictiosaurios fueron reptiles acuáticos que presentaban convergencia evolutiva con los peces en la forma de su cuerpo, locomoción, alimentación y hábitat, pero que conservaron las adaptaciones generales de los reptiles (respiración aérea, cuatro extremidades, etc.). De igual muchas plantas de desiertos, pertenecientes a diferentes órdenes, convergieron evolutivamente en determinadas estructuras adaptadas a este medio, como tallo suculento y hojas en formas de espinas.

Durante la RA se producen grupos con adaptaciones especiales paralelas, fenómeno conocido como paralelismo evolutivo y que se da entre formas divergentes pero cercamente relacionadas (Fig.12.16). Entre los reptiles, varios grupos invadieron el hábitat dulceacuícola; los fitosuarios primero y los cocodrilos después, están entre estos grupos. Ambos grupos de animales muestran adaptaciones especiales paralelas a este hábitat, como ojos y nariz localizados dorsalmente, cola grande y musculosa utilizada por la locomoción, detención para capturar presas acuáticas y mecanismos especiales para asegurar la respiración durante la inmersión.

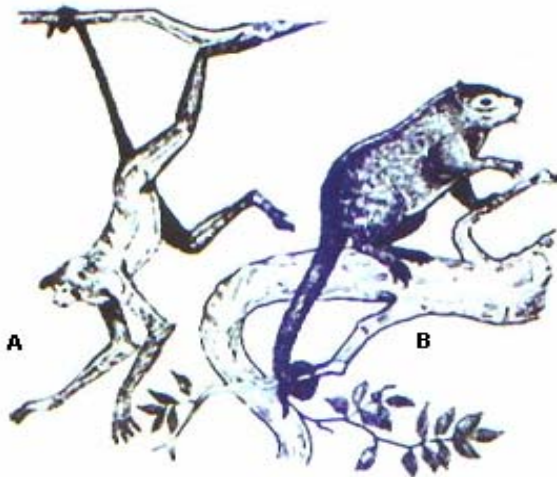


Fig.12.16 Paralelismo evolutivo en el desarrollo de una cola con extremidad prensil, en dos especies de mamíferos. A, mono araña; primate de Suramérica. B, jutía carabalí, roedor de Cuba

Durante la RA se llevan a cabo por las diversas líneas de divergencia repetidos ensayos para realizar un mismo nicho ecológico. Esto trae como consecuencias el reemplazamiento ecológico de unas formas por otras, así como las adaptaciones especiales paralela antes señaladas.

Los grupos de los perisodáctilos y artiodáctilos son dos líneas divergentes de un tronco común, que ocupan un mismo nicho ecológico (fitófagos) y representan dos intentos por desarrollar ese nicho. Los perisodáctilos vinieron primero, pero fueron desplazados por competencia (de casi todos sus hábitats) por los artiodáctilos, mejor capacitados que los primeros para ocupar el nicho ecológico fitófago de bosques y sabanas.

Como regla, la RA es un grupo que tiende a la extinción del mismo, ya que la adaptación general es reemplazada por adaptaciones especiales; de esta forma los grupos quedan rígidamente especializados a subzonas adaptativas estrechas, por lo que son capaces de moverse a nuevas subzonas en caso de grandes cambios ambientales. Como este último es la regla en toda la superficie de la Tierra, tarde o temprano el grupo está condenado a desaparecer. Solamente sobreviven en forma modificada, si algunas de las formas del grupo presentan determinadas características que las capacitan para pasar a una nueva zona adaptativa y adquirir un nuevo complejo de adaptaciones.

La Extinción es el fenómeno evolutivo más extendido durante todo el curso de la historia de los organismos. El ejemplo más familiar a todo es, por supuesto, el de los dinosaurios, los grandes reptiles de la era Mesozoica, cuyas múltiples formas se extinguieron completamente a fines de dicha era.

Varias han sido las causas de estas grandes extinciones de grupos enteros de organismos, y es posible que muchas de ellas hayan actuado en conjunto. Entre las causas principales de extinción de los grupos de organismos, tenemos: la superespecialización, los grandes cambios ambientales, y el envejecimiento filético.

La competencia es una de las grandes causas de la extinción, ya que las diferentes líneas de la radiación adaptativa se van especializando y expandiendo y tarde o temprano las formas menos especializadas se encuentran con las más especializadas, ocurriendo la competencia por la utilización del recurso del ambiente; casi siempre el resultado es el reemplazo

de las formas especializadas por las menos especializadas, las cuales llegan a desaparecer completamente. El ejemplo mejor documentado es el caso de los mamíferos y placentarios primitivos de Suramérica, que vivieron aislados durante millones de años en este continente, pero que se extinguieron rápidamente por la competencia cuando este territorio resultó invadido por los mamíferos placentarios más avanzados, al surgir el istmo en Panamá.

En la superespecialización algunas líneas llegan a especializarse tanto, a hacerse tan limitadas en sus requerimientos ecológicos, que cambios ligeros en el ambiente bastan para hacer que desaparezcan rápidamente de todos sus hábitat naturales. Por ejemplo, un herbívoro muy especializado en comer un solo tipo de planta desaparece de sus lugares naturales por un cambio ambiental cualquiera, como una sequía, alta humedad, etcétera.

Algunas superespecializaciones, implican el desarrollo exagerado de determinadas estructuras y proceso fisiológicos, como es el caso de la hiperproducción de polen en las plantas anemófilas. Tal superespeciación a la larga llega a ser incompatible con el valor adaptativo de la especie y esta se extingue.

Los grandes cambios ambientales a escala de todo el planeta, fundamentalmente los cambios climáticos que se dan como consecuencia de los grandes movimientos orogénicos y cambios de las cuencas oceánicas, producen extinciones en masa, aun aquellas especies no muy especializadas, ya que dichos cambios son bastantes drásticos y como ocurren a escala mundial, los grupos afectados no encuentran zonas aisladas para sobrevivir. Fue esta posiblemente la causa principal de la extinción del gran grupo de los dinosaurios y otras muchas formas de reptiles, al hacerse menos cálido el clima de la Tierra.

El envejecimiento filético sería la causa de extinción natural de los grupos, si no existieran las causas anteriores. Envejecidos filéticamente, por llevar millones de años de evolución, estos grupos han agotado teóricamente la variabilidad genética y solo quedan como fósiles vivientes hasta que se

produce su total desaparición. Muchos grupos de plantas y animales se suponen que están en peligro de extinción por esta causa, pero en la práctica es difícil de separarla de las que enumeramos anteriormente.

A todas estas causas naturales de extinción, se unen, desde la aparición de la especie humana, las causas antrópicas de extinción de los organismos, que constituyen hoy la mayor fuerza de exterminio sobre la flora y la fauna, principalmente, por su rapidez de acción ya que se extingue en poco tiempo, lo que la naturaleza demoró millones de años en hacer.

En resumen, el complejo fenómeno de la radiación adaptativa, se presenta como una serie de experimentos adaptativos, en donde la selección natural conforma una amplia gama de variaciones, algunas de las cuales “escapan” de su zona de adaptación a nuevas zonas, para dar lugar así al fenómeno de la macroevolución. Esto se debe al hecho de dichos experimentos adaptativos son de dos tipos ; en unos, las adaptaciones que se adquieren, adecuan a la población a subzonas cada vez más estrechas; en el otro, se adquieren adaptaciones que llevan a la población cada vez más al límite de la zona. Son estas últimas las que conducen al paso de una a otra zona.

Un ejemplo de lo antes expuesto, lo ofrecen los diferentes experimentos adaptativos que con respecto a la reproducción, presenta el grupo de los anfibios anuros. Algunos de estos experimentos podrían llevar a dicho grupo de la zona agua – tierra a la zona tierra firme.

PRUEBAS DE LA EVOLUCION

Teoría de la descendencia

La teoría de la descendencia plantea que todos los seres vivientes guardan alguna relación de parentesco, ya que, por alteraciones en su constitución y en el modo de vida se han originado, a partir de formas ancestrales mucho más sencillas, todas las formas de organismos que viven en la actualidad. Este es precisamente el proceso de evolución. Dicho proceso, como fenómeno histórico, no es directamente analizable, sin embargo, existen pruebas de dicha evolución, que demuestran que la teoría de la descendencia es un hecho completamente comprobado.

Todas las ciencias biológicas aportan pruebas de la evolución, por consiguiente, cualquier investigación biológica, a cualquier nivel sistemático o de organización de la materia viva, sea citológico, bioquímico, genético, botánico, zoológico o microbiológico, tarde o temprano conduce a conclusiones evolutivas y, con ello, aporta pruebas de la evolución.

Las ciencias biológicas que contribuyen a demostrar el hecho evolutivo, se pueden agrupar en dos grandes categorías: las que aportan pruebas indirectas y las que aportan pruebas directas de la evolución.

Todas las ciencias biológicas mediante las cuales se investigan los organismos actuales (botánica, zoología, genética, fisiología, microbiología), es decir, los “productos finales” de la evolución, aportan pruebas indirectas de este gran proceso.

El problema consiste en averiguar el grado de relación que existe, por ejemplo, entre las formas A y B de un animal. Por los datos que se poseen podemos decir, proponiendo una hipótesis de trabajo, que A y B están relacionados a través de un antepasado X, el cual no existe en la actualidad. Apoyándonos en los datos de cualesquiera de las ramas de las ciencias biológicas, digamos la bioquímica, la fisiología o la anatomía, se puede llegar a probar la hipótesis de

que realmente A y B tienen una estrecha relación filogenético o evolutiva; este hecho se infiere de observaciones, trabajando con el material actual.

Las pruebas directas, sin embargo, aportan evidencias que no dejan lugar a dudas sobre el hecho evolutivo.

La paleontología, mediante el estudio de los fósiles, descubre formas que de manera directa nos prueba que unas especies se han derivado de otras por evolución, por ejemplo, si se encuentra un animal con características mezcladas de ave y reptil, no cabe duda que las aves (más evolucionadas) han descendido por evolución de los reptiles (menos evolucionados).

PRUEBAS INDIRECTAS DE LA EVOLUCIÓN:

Anatomía comparada.

Históricamente, la primera ciencia que aporta pruebas directas de la evolución es la anatomía comparada, que estudia comparativamente los órganos de diferentes especies. Existen tres tipos fundamentales de órganos en relación con la evolución de los organismos: funcionales, vestigiales y atávicos.

Órganos funcionales.

Los órganos funcionales son los que tienen funcionamiento en un momento dado (pulmones, huesos, músculos, ojos).

Realizando estudios de estos órganos en todas las especies, los anatomistas de vegetales y animales llegaron a una observación muy interesante. Todos los órganos y sistemas de órganos están estructurados según un plan, o sea, de acuerdo con un ordenamiento fijo de unos órganos con respecto a otros, el cual varía entre especies. Por ejemplo, todas las flores sin excepción tienen una estructura básica: el cáliz, formado por los sépalos; la corola, constituida por los pétalos; el androceo y el gineceo, estructuras masculinas y femeninas respectivamente. Esta estructura básica se denominó unidad de plan.

La anatomía comparada nos demuestra la existencia de unidades de plan en todas las estructuras de los organismos, las cuales se modifican por evolución.

La unidad de plan primitiva se llama arquetipo. Por ejemplo, en las plantas, el arquetipo de las flores posiblemente ya haya desaparecido, pero las ninfáceas que constituyen un grupo de plantas primitivas, conservan una unidad de plan

bastante similar a la del arquetipo del cual, básicamente, por reducción de sus elementos, se llegó a una gama de variabilidad infinita de tipos de flores.

Los vertebrados terrestres también tienen en sus miembros anteriores una unidad de plan típica. En el hombre, por ejemplo, existe un hueso en el brazo, dos en el antebrazo; pequeños huesos en la muñeca, huesos en el metacarpo y pequeños huesecillos en los dedos. Este patrón básico se repite en todos los vertebrados independientemente de su forma de vida (fig. 13.1). Si tomamos un manatí que posee aletas en lugar de extremidades, notaremos esta misma unidad de plan en sus aletas. Al tomar un murciélago observaremos las alas formadas por expansiones de su piel, también reconoceremos esta unidad de plan extremadamente modificada; posee los mismos huesos aunque más delgados y largos adaptados para el vuelo.

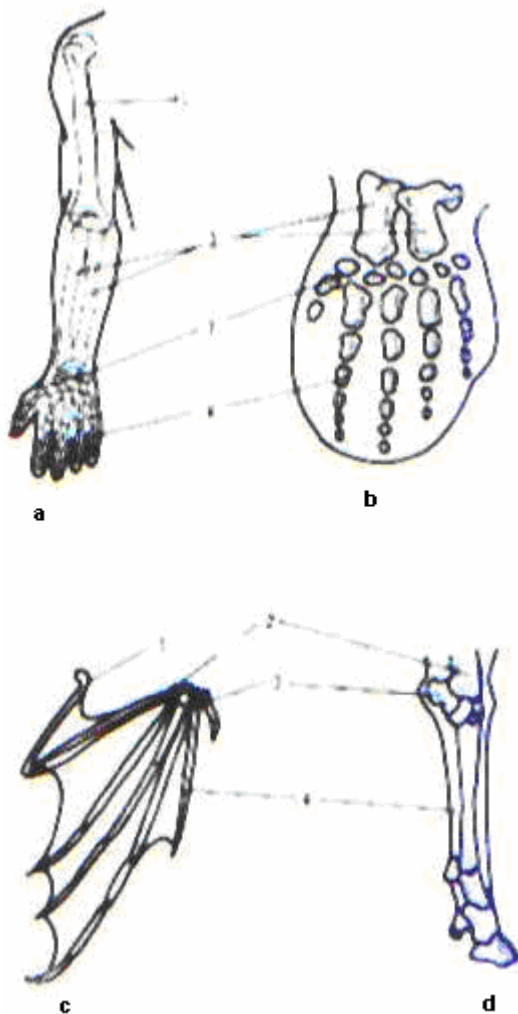


Fig.13.1 El esqueleto de las extremidades anteriores de los mamíferos está estructurado bajo una misma unidad o plan, a pesar de las diferentes funciones que estas realizan. Ello es evidencia de un origen común. A, hombre. B, manatí. C, murciélago. D, caballo. Los componentes similares en cada caso son:
1- húmero, 2 - cúbito y radio, 3 - huesos del carpo, 4 - huesos metacarpianos y de los dedos.

No se puede explicar que todos los vertebrados tengan esta unidad de plan, si no es admitiendo que todos descienden de un antepasado común, que tenía la unidad de plan primitivo o arquetipo.

En relación con la unidad de plan se tienen las características siguientes:

1. La unidad de plan se modifica de acuerdo con el ambiente donde vive el organismo. La pata del caballo se ha modificado para correr, pero sigue conservando la unidad de plan; la pata del manatí se ha conformado en aletas para nadar, pero sigue conservando la unidad de plan; la extremidad anterior de los murciélagos se ha conformado para volar, pero sigue también conservando la unidad de plan.
2. La relación espacial de unos órganos con respecto a otros se conserva a pesar de las modificaciones que se expusieron anteriormente. Una relación espacial persistente en todos los vertebrados es la unidad de plan del tubo nervioso sobre el tubo digestivo y pese a las múltiples modificaciones que han experimentado tanto el sistema nervioso de los vertebrados como el sistema digestivo, sus relaciones espaciales se han mantenido.
3. Otra cuestión interesante que se deriva de la observación de las unidades de plan, son los órganos homólogos, estructuras de igual origen embrionario con iguales o diferentes funciones. Su origen embrionario común evidencia que se derivan de una misma estructura ancestral. Las extremidades anteriores de todos los vertebrados tienen el mismo origen embrionario y se formaron a partir de una estructura antepasada común (arquetipo) mediante los mismos procesos embrionarios. No obstante realizan funciones diferentes el caballo corre con sus extremidades anteriores, el murciélago vuela, el manatí nada y el hombre se equilibra y agarra objetos.

Entre los vegetales también existen órganos homólogos y un ejemplo de ello son ciertas especies que pierden por evolución los pétalos, que son las partes de las plantas que atraen a los polinizadores animales. Al reaparecer ese mecanismo de atracción, las hojas normales próximas a la flor se colorearon y asumieron parcialmente la función de pétalos. Estas hojas coloreadas tienen el

mismo origen que las verdes, pero desempeñan diferente función: atraen los polinizadores, igual que los pétalos verdaderos de otras flores, mientras que la hoja normal realiza la fotosíntesis, una función totalmente distinta. Los zarcillos, las espinas, las hojas para depósito de agua o alimento y las hojas trampa, son también ejemplos de órganos homólogos en las plantas.

En los insectos también podemos encontrar ejemplos de órganos homólogos (fig. 13.2).

Los insectos primitivos tenían un tipo de boca denominada masticadora, como la boca de un saltamontes por ejemplo. Es posible que la boca masticadora haya sido el arquetipo del cual se han derivado por evolución los diferentes tipos de bocas de los insectos actuales. Entre ellas tenemos la boca lamedora de la mosca, la boca picadora del mosquito y la boca succionadora de la abeja. Las bocas de los insectos de cualquier tipo sólo presentan variaciones de la unidad de plan, pues todas presentan las piezas básicas, aunque se han modificado, fusionado, perdido algunas, etcétera.

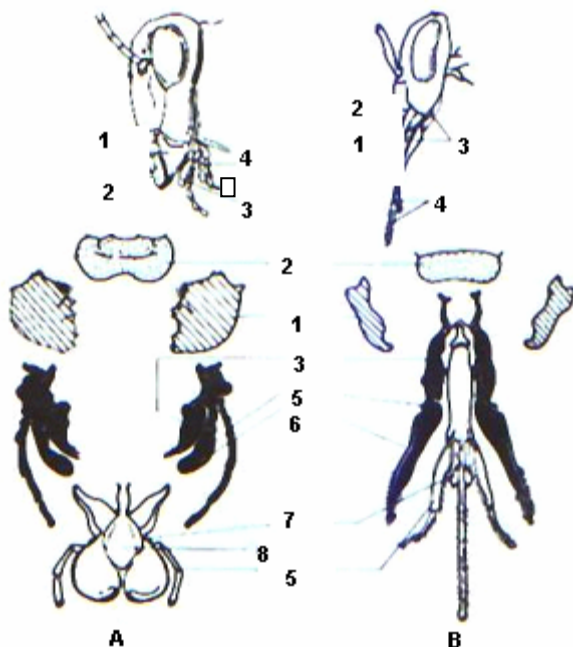


Fig: 13.2: Piezas bucales homólogas de la boca de los insectos. A, saltamontes con boca masticadora. B, abeja con boca succionadora. Arriba, cabezas de los insectos con las partes bucales en su lugar. Abajo, vista frontal de las partes bucales removidas: 1, mandíbula; 2, labrum; 3, primera maxila; 4, segunda maxila; 5, palpos; 6, galea; 7, labium; 8, hipofaringe.

Por oposición a los órganos homólogos están los órganos análogos, de igual función pero con diferente origen embrionario, como por ejemplo, las alas de

las aves y las de las mariposas. Las alas de las aves son los miembros anteriores modificados para el vuelo, pero las alas de los insectos son evaginaciones de las tráqueas; o sea, no tienen el mismo origen embrionario que las alas de las aves; sin embargo, realizan la misma función, el vuelo.

Otro ejemplo de órganos análogos es el de los ojos de los cefalópodos, pues realizan la misma función que los ojos de los vertebrados (fig.13.3); sin embargo, los ojos de ambos grupos tienen un origen embrionario totalmente diferente. En el pulpo el ojo se desarrolla a partir del ectodermo, mientras que el ojo del hombre se deriva del encéfalo (excepto el cristalino que se deriva del ectodermo).

En las plantas constituyen un buen ejemplo de órganos análogos, los órganos de reserva subterráneos, que pueden formarse del tallo (tubérculos) como en la papa, de las hojas (bulbo) como en el tulipán y de raíces como en la dalia.

4. Cuando los animales están segmentados, como los anélidos y artrópodos, ocurre la llamada homología seriada, que explica satisfactoriamente la transformación de un animal segmentado homogéneamente en otro segmentado de forma más compleja. La fusión de algunos segmentos pudo dar lugar al cefalotórax; los restantes, sufriendo reducciones, se pudieron transformar en segmentos posteriores diferenciados. A su vez, cada uno de los miembros o apéndices, que eran todos ambulatorios (para caminar) se fueron transformando y se convirtieron en órganos homólogos, ya que tenían el mismo origen embrionario y diferentes funciones.

Órganos vestigiales y atávicos

Los órganos vestigiales son los que siempre aparecen en el organismo en forma rudimentaria, pues están en vías de desaparecer o cambiaron de función. Los atávicos son también vestigiales, pero solo aparecen esporádicamente en los organismos; el organismo normalmente no los posee, como en el caso de los órganos vestigiales.

En el hombre hay ejemplos tanto de órganos vestigiales como de atávicos. Como órgano vestigial está el apéndice, vestigio de nuestros antepasados cuando eran eminentemente herbívoros. Como se sabe, los herbívoros necesitan un gran intestino para digerir las materias vegetales que son muy

fibrosas. Al volverse carnívoro y después omnívoro, el hombre no necesitaba un intestino tan largo; por consiguiente este órgano fue reduciéndose paulatinamente, quedó mucho más corto y se formó el vestigio que denominamos apéndice. Un órgano atávico en el hombre es la cola que le sale a algunos niños como reminiscencia de nuestros antepasados, los monos antropomorfos, que tenían cola.

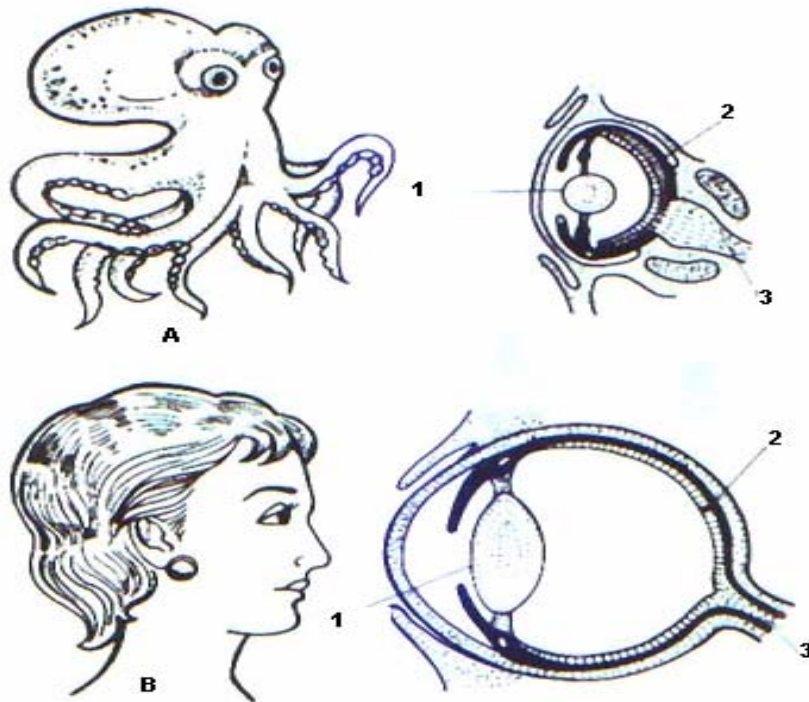
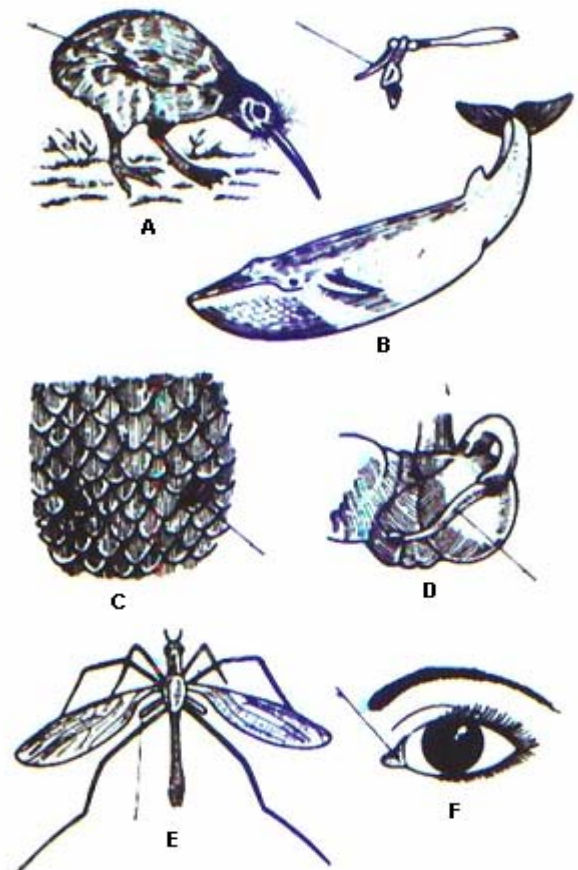


Fig. 13.3: Sección vertical esquemática del ojo. A, pulpo. B, hombre. Estos constituyen ejemplos de órganos análogos: 1, cristalino; 2, retina; 3, nervio óptico.

Todos estos órganos se comparan entre las diferentes especies y se llega a la conclusión de que realmente unas se han derivado de otras por evolución, ya que las formas afines de la especie con órgano vestigial o atávico presentan desarrollado dicho órgano el cual por evolución, se hizo rudimentario en la especie en cuestión. Tal es el caso, por ejemplo de los organismos cavernícolas con ojos rudimentarios, cuyas formas afines no cavernícolas poseen ojos desarrollados. En la figura 13.4 se dan otros ejemplos de órganos vestigiales. La persistencia de estos órganos puede deberse a tres causas fundamentales:

1. El órgano están en proceso de desaparición, pero aún no se ha completado dicho proceso.
2. La condición rudimentaria se mantiene porque no perjudica a su poseedor.
3. La estructura vestigial ha desarrollado una nueva función, como sucede con el segundo par de alas de dípteros, que se utilizan como órganos de equilibrio.

Fig.:13.4: Ejemplos de órganos vestigiales en diversas especies animales. A, alas rudimentarias en el kivi de Nueva Zelandia. B, cintura pélvica vestigial en la ballena. C, espolones en el macho del majá de Santa María, vestigio de las extremidades posteriores. D, apéndice en el orangután, vestigio del intestino grueso. E, balancines o salterios, órganos del equilibrio en los dípteros, vestigio de las alas posteriores. F, pliegue semilunar del ojo humano, vestigio de la membrana nictitante.



Embriología comparada

Otra ciencia biológica que brinda pruebas de la evolución es la embriología comparada donde se comparan embriones, larvas y formas juveniles y esas comparaciones, también, nos aportan pruebas de la evolución y de las relaciones filogenéticas entre los organismos.

Las pruebas evolutivas de la embriología comparada están reflejadas en dos leyes. Una de ellas, la ley de la recapitulación o ley de Haeckel, plantea que las formas más avanzadas, en sus estadios embrionarios, recapitulan las formas adultas de sus antepasados. Esta ley parecía cierta cuando Haeckel la formuló

en el siglo pasado; sin embargo luego se comprobó que esto no era exactamente así, Los avances de la embriología comparada y experimental y sobre todo los avances de la genética fisiológica, demostraron que la ley de la recapitulación no es cierta tal y como la formuló Haeckel.

Casi al mismo tiempo que Haeckel, un embriólogo ruso llamado Von Baer (1792-1876), formuló la llamada ley de Von Baer. Esta ley establece que las formas más avanzadas, en sus estadios embrionarios, pasa por formas semejantes a los estadios embrionarios de sus antepasados.

Von Baer, además, estableció que en el desarrollo ontogenético lo primero en formarse son los caracteres más generales, es decir, a medida que se va desarrollando el animal primero van apareciendo los caracteres más generales y después los más específicos. Para nuestra especie, por ejemplo en primer lugar aparecerán las características propias de mamíferos, luego las propias de homínidos, después las del género *Homo*, más tarde las de la especie *Homo sapiens* y, finalmente, las correspondientes a la subespecie *Homo sapiens sapiens*.

Según Von Baer el pollo pasa por una fase embrionaria similar a la de sus antepasados los peces, que presentaban bolsas branquiales. Quiere ello decir que en los peces las bolsas branquiales se convierten en branquias, pero en los pollos esta es una estructura similar heredada de sus antepasados y que se transformará en otra estructura que no tiene nada que ver con las branquias. Esta era una interpretación más correcta del fenómeno. Realmente, durante el desarrollo no se pasa por una fase de anfibio, ni de reptil, sino que el embrión, por tener una ascendencia común con esas formas, pasa también por otras similares a las embrionales de esos antepasados.(Fig.13.5)

Estudiando las formas larvales de anélidos y moluscos se encontró que los anélidos, que son una forma más primitiva, poseen una larva trocófora muy similar a la larva veliger de los moluscos. Su parecido evidenció que anélidos y moluscos poseen una cierta afinidad evolutiva.

En las plantas conocemos que las acacias, que poseen hojas compuestas, se derivan de antepasados con hojas simples, porque sus embriones nacen con hojas simples. Igualmente sucede con los cactus espinosos, cuyas plántulas juveniles tienen hojas normales. Cuando la planta crece, estas hojas se convierten en espinas, lo que evidencia que sus antepasados poseían hojas normales.

Bioquímica comparada.

La bioquímica comparada es otra ciencia que prueba el hecho de la evolución y sus técnicas son, a veces, las únicas que pueden emplearse para diferentes formas relacionadas. Esta ciencia compara moléculas orgánicas simples o complejas, mediante el estudio de sus modificaciones estructurales en los diferentes organismos.

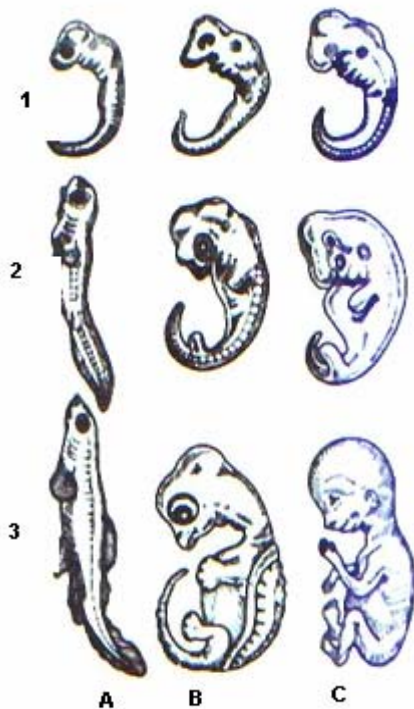


Fig. 13.5: Serie de embriones de vertebrados, comparados en tres estadios del desarrollo. A, pez. B, tortuga. C, hombre. Los estadios indican el desarrollo. En el estadio 1 todos los embriones son muy similares.

Podemos tomar como ejemplo el grupo de los vertebrados. Desde la lamprea hasta los mamíferos, todos los organismos poseen una molécula muy interesante llamada hemoglobina, la cual, de igual manera que un órgano, puede sufrir transformaciones a partir de una estructura básica, a la que

podemos llamar también arquetipo. Y esto es porque todo lo que ya conocemos de la anatomía comparada podemos extrapolarlo a la bioquímica comparada. Debe haber una molécula primitiva (arquetipo) de la cual se derivaron, por evolución, las otras moléculas; y, en efecto, las moléculas de hemoglobina de los peces, los anfibios, los reptiles, las aves y los mamíferos, han derivado de una molécula primitiva muy simple que es la mioglobina que se halla en los músculos.

La bioquímica comparada es una de las pruebas más exactas para demostrar relaciones evolutivas entre los organismos. Cuando determinamos relaciones evolutivas entre organismos, lo que estamos comparando son sus afinidades genéticas, ya que obviamente sus genotipos definen el parentesco lejano o cercano que existe entre ellos. Si se plantea que A está más emparentada con B que con C, en términos genéticos lo que se quiere decir es que A comparte más información genética con B que con C. En resumen, todo se reduce a la comparación de la información genética que comparten en común las especies. Podemos plantear entonces que la bioquímica comparada es más exacta que la anatomía y la embriología comparadas porque las moléculas orgánicas, como producto del gen, están más “cercanas” a este que los órganos y los embriones.

Entre las técnicas más usadas en bioquímica comparada tenemos las inmunológicas, las de electroforesis sobre determinados soportes, los análisis bioquímicos de compuestos y la hibridación del ácido desoxirribonucleíco (DNA).

Técnicas inmunológicas.

Entre ellos tenemos inmunolectroforesis, inmunodifusión, fijación del microcomplemento y precipitación cuantitativa. Para demostrar esta última, se toma un conejo y se le inyecta sangre humana. Ante la presencia de los antígenos (proteínas de los eritrocitos) humanos, en la sangre de conejo se crean anticuerpos antihumanos. Si le extraemos la sangre al conejo, sensibilizada contra los antígenos humanos, podemos medir la reacción de precipitación de esa sangre con respecto a los antígenos que tengan otras

especies. Al sacarle sangre a siete especies diversamente relacionadas y ponerlas a reaccionar con la sangre del conejo, obtenemos los porcentajes de precipitación siguientes:

Especie	Porcentaje
Hombre	100
Gorila	64
Orangután	42
Babuino	29
Toro	10
Caballo	2
Canguro	0

Observamos, por ejemplo, que los antígenos del orangután son menos afines a los del hombre en relación con los del gorila, por consiguiente, este está evolutivamente, más cercano al hombre, lo que también ha sido demostrado por datos anatómicos y paleontológicos.

Técnica de electroforesis sobre determinados soportes.

La técnica de electroforesis sobre determinados soportes es la más perfecta y la más utilizada en la actualidad. Consiste en someter una muestra de algún fluido corporal (plasma principalmente) a una diferencia de potencial eléctrico, sobre un soporte adecuado. Como las proteínas del fluido que están diferenciadas poseen diferentes cargas, se mueven en este campo según sea la naturaleza de la carga.

Esta técnica depende tanto del soporte utilizado como de la naturaleza de la proteína, su carga, su tamaño, etc. Los soportes más empleados son el almidón y la archilamida.

Por supuesto, las técnicas electroforéticas no revelan directamente diferencias entre los acervos de genes de las especies, sino diferencias entre patrones de bandas de proteínas (enzimas principalmente) y otras moléculas orgánicas, en

cuanto a la movilidad relativa y el número de dichas bandas, por ello, el grado de diferenciación en los patrones de bandas, reflejará indirectamente las diferencias genéticas entre especies.

Análisis bioquímico de compuestos.

Esta técnica se lleva a cabo haciendo un análisis estructural del compuesto (generalmente determinación de la secuencia de aminoácidos, si se trata de proteínas) para determinar diferencias y las similitudes del mismo en los diferentes grupos. Entre los compuestos más estudiados tenemos el citocromo c, la hemocianina (común a moluscos y artrópodos), los compuestos blanco y amarillo relacionados con el ácido úrico y exclusivos de las mariposas de la familia Pieridae, los diferentes tipos de enzimas y los pigmentos denominados antocianinas, que dan el color a las flores.

Hibridación del DNA.

Con la técnica de hibridación del DNA se aparean in vitro, base a base, segmentos de DNA de diferentes especies. Estas bases poseen una determinada secuencia en la doble hélice complementaria del DNA de cada especie y mientras más afines sean las especies, más similares serán dichas secuencias.

Este método posee dos grandes ventajas: posibilita la determinación de relaciones filogenéticas en grupos muy alejados evolutivamente, entre los cuales no es posible la hibridación.

Es además, el método bioquímico más exacto, ya que va directamente a la comparación de la secuencia de nucleótidos, los cuales, por tripletes, constituyen las unidades genéticas funcionales básicas o codones.

Otras pruebas indirectas de la evolución.

Genética. Los aspectos que se compraran con esta ciencia son las mutaciones. El primero que trabajó en este sentido, fue el eminente genetista soviético Nikolai Ivanovich Vavilov (1887-1943) quien estableció las llamadas series homólogas, es decir, las series de mutaciones que ocurren en los mismos loci

en un grupo de especies. Los ejemplos mejores conocidos se refieren a las series homólogas en las gramíneas (con respecto a mutantes que afectan la inflorescencia, el grano y otros caracteres) y en los roedores (en relación con el color del pelaje).

Una mutación de una serie homóloga que afecta a todos los vertebrados, es el albinismo; esta característica la presenta un gran número de especies de vertebrados, por ejemplo, el canguro, el cuervo, el armiño, la salamandra, la tortuga, el salmón, el mono, la culebra y hasta el camello. De la única forma que se explica el albinismo en todas estas especies, es admitiendo que tiene una misma base genética heredada de un antepasado común.

Todos los casos de albinismo se deben a un defecto de la enzima que cataliza la producción del pigmento melanina, es decir, se trata de un fenómeno producido por la misma causa: una mutación homóloga. Otra mutación homóloga para todos los mamíferos, es el pelo rojo que con frecuencia se observa en roedores, ungulados y en el hombre.

Fisiología. Esta ciencia aporta pruebas del proceso evolutivo mediante la comparación de procesos fisiológicos. Por ejemplo, las especies de plantas de la familia Bromeliaceae difieren en relación con la fijación del dióxido de carbono (CO₂) en la oscuridad.

El carácter fisiológico fijación de CO₂ en la oscuridad, difiere entre las especies de curujeyes de nuestra flora. Este carácter es una adaptación a los ambientes xéricos y consiste en la fijación de carbono (en forma de ácido málico e isocítrico) en la oscuridad, por la acción de la enzima fosoenolpiruvatocarboxilasa (PEP-carboxilasa). Algunas especies poseen esta propiedad (tipo I) y otras la poseen en grado reducido o nulo (tipo II) como se puede apreciar en la tabla 2.1.

Tipo To C2	Especies	Micromoles de Malato g de peso seco
I 13	<i>Tillandsia recurvata</i>	136,4
13	<i>Tillandsia flexuosa</i>	163,1
15	<i>Guzmania monostachia</i>	132,5
II 15	<i>Tillandsia compacta</i>	0,0
12	<i>Guzmania sp</i>	1,6

1. Incremento nocturno en el tejido de las hojas
2. La reacción se afecta por la temperatura

Otros procesos fisiológicos comparados entre especies o grupos de especies, incluyen transferencia de energía, procesos de oxidación, transporte activo, eliminación de desechos nitrogenados, actividad enzimática, transmisión del impulso nervioso y mecanismos de recepción de la luz.

Parasitología. Los estudios parasicológicos han demostrado también el hecho de la evolución mediante la comparación de los parásitos que afectan grupos de organismos relacionados filogenéticamente

Por ejemplo, se pueden estudiar los insectos parásitos de un grupo de plantas y la resistencia o susceptibilidad de dichas plantas a esos parásitos, la cual se halla en parte condicionada genéticamente. Si un grupo de plantas A son atacadas por el parásito X y un grupo de plantas B son afectadas por el parásito Y pero no por X, se puede plantear con bastante seguridad que las especies de plantas del grupo A están más relacionadas entre sí que con el

grupo B. Se infiere entonces que por lo menos deben tener en común la fisiología para ser susceptibles a X, heredada de un antepasado común, el cual se relacionaba con el antecesor común del parásito X. La parasitología ayuda así a determinar relaciones evolutivas, sobre todo de aquellos grupos muy afines en los que otros métodos no dan resultados.

Los ofidios son animales que no poseen extremidades. Según su historia evolutiva provienen de un grupo de saurios que se volvió subterráneo y que después comenzó a vivir nuevamente en la superficie terrestre.

El estudio de los distintos parásitos de los saurios reveló que un grupo de ellos, denominados varanos-animales largos como las serpientes y con la lengua bífida-, tenía en el intestino determinadas especies parásitas de *Taenia* que solamente se encontraban en los grupos más primitivos de ofidios.

Etología. Esta ciencia biológica aporta pruebas del hecho de la evolución mediante el estudio de la conducta de los animales.

Observando la conducta de los animales podemos establecer relaciones evolutivas entre ellos. Como ejemplo tenemos las complejas conductas sociales del grupo de los insectos himenópteros, que revelan, junto a otros datos, sus afinidades evolutivas.

Citogenética. Es otra de las ciencias biológicas que aporta pruebas indirectas de la evolución, al establecer la comparación de los cromosomas de diferentes especies, en lo que se refiere a tamaño, forma, posición del centrómero, presencia o ausencia de satélites y posición de las bandas, todo lo cual constituye el cariotipo de la especie.

Los mejores estudios de relaciones evolutivas entre especies, teniendo en cuenta el cariotipo, se han llevado a cabo en plantas superiores y, muy en especial, en especies de dípteros del género *Drosophila* y de las familias Simuliidae, Chironomidae y Culicidae, gracias a la existencia de los cromosomas politécnicos gigantes en las glándulas salivales de sus larvas, que permiten localizar, y comparar diferentes inversiones cromosómicas.

Biogeografía. Es la ciencia que trata acerca de la distribución geográfica de los organismos. Cuando los biogeógrafos comenzaron a estudiar y comparar la distribución de los organismos, se dieron cuenta de que esta no se explica exclusivamente sobre la base de la geografía, de las condiciones climáticas en que viven los organismos. Es necesario admitir que la distribución de los organismos se explica también teniendo en cuenta su historia evolutiva; si no se considera este hecho no es posible entender la distribución geográfica de los organismos.

Además de la historia evolutiva de la especie, los factores climáticos (temperatura, humedad, corrientes marinas, barreras a la dispersión) determinan también, en parte, la distribución geográfica.

Sistemática. Es la ciencia de la clasificación de los organismos, la cual brinda una prueba especial del hecho de la evolución. Sencillamente su mera existencia es una prueba evidente de la evolución de los organismos, ya que si estos se pueden agrupar en categorías sistemáticas escalonadas, es porque existen determinadas divergencias y afinidades entre ellos, las cuales se produjeron por evolución, a partir de un antecesor común.

PRUEBAS DIRECTAS DE LA EVOLUCIÓN.

Paleontología.

La ciencia que nos brinda las pruebas directas de la evolución es la paleontología que estudia los fósiles. La mayoría de los fósiles son cuerpos mineralizados de estructura dura en los cuales, molécula a molécula, la materia orgánica ha sido sustituida por materia inorgánica mineral como en el caso de un hueso fósil por ejemplo. Pero no sólo esto es un fósil, se entiende por fósil toda huella dejada por un organismo que, por lo general ya no existe en la actualidad. Así, fósil puede ser un animal completo congelado, como es el caso de los mamuts encontrados en Liberia, un insecto atrapado en ámbar o la huella de un dinosaurio en la playa. Sin embargo, los fósiles más conocidos son aquellos de estructura dura, tales como huesos, dientes y conchas.

El estudio de los fósiles aporta tres evidencias evolutivas: sucesión geológica de formas, formas de transición y líneas evolutivas.

Sucesión geológica de formas. Si estudiamos los estratos geológicos de la Tierra, de forma general aunque no siempre los estratos inferiores son más viejos que los superiores. Al tomar fósiles de una especie cualquiera, siempre en los estratos más viejos hallaremos las formas más primitivas, y en los más recientes, las formas más evolucionadas. De la única manera que esto puede ser explicado científicamente es admitiendo que ha habido una sucesión geológica de formas, o sea, evolución.

Formas de transición. Esta constituye la segunda evidencia, la mejor de todas las que nos aportan los fósiles.

Si se plantea que A por evolución se convierte en B, la mejor prueba de esto sería encontrar un individuo que tuviera características intermedias entre A y B. Y, en efecto, existen fósiles que son formas intermedias entre los antepasados más primitivos y las formas más evolucionadas, a las que llamamos formas de transición. Una forma de transición es un mosaico de caracteres primitivos y avanzados, que evolutivamente se encuentra entre otras dos formas.

Líneas evolutivas. Esta es la última evidencia aportada por los fósiles. Los paleontólogos reúnen fósiles de determinados grupos y con ellos construyen árboles filogenéticos, es decir, todas las relaciones evolutivas de esos grupos. Entre los árboles filogenéticos bien conocidos se incluyen el de los caballos y el del hombre. Los árboles filogenéticos forman líneas evolutivas que conducen a determinadas especies.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo Rodríguez, P.; et al. 2001. Curso de Geografía Universal. Curso Universidad para Todos. Editado por Juventud Rebelde, La Habana.
- Álvarez Pomares, O.; et al. 2001. Fundamentos de la Ciencia Moderna. Curso Universidad para Todos. Editado por Juventud Rebelde, La Habana.
- Berovides Álvarez, V. y coautor. 1995. Biología Evolutiva. Editorial Pueblo y Educación, La Habana.
- Berovides Álvarez, V. 1985. Ecología, ciencia para todos. Editorial Científico – Técnica, La Habana.
- Berovides Álvarez, V. y Teresita Borges. 1985. Evolución. Editorial Pueblo y Educación, La Habana.
- Caravia Barbery, Lourdes y O. Tejedor Álvarez. 198_. Evolución de los organismos. (incluido en el CD)
- Clarke, G.L. 1978. Elementos de Ecología. Editorial Pueblo y Educación, La Habana.
- De Robertis, E.D.P. y E.M.F. de Robertis. 1984. Biología celular y molecular. Tomo 2. Edición Revolucionaria, La Habana.
- Dubinin, N.P. 1981. Genética General. Tomo I. Editorial Mir, Moscú.
- González Pérez, F.; et al. 2001. Fundamentos de la Ciencia Moderna. Curso Universidad para Todos. Editado por Juventud Rebelde, La Habana.
- Hernández Mujica, J.L.; et al. 1988. Biología 1: Séptimo grado: Libro de texto. Editorial Pueblo y Educación, La Habana.
- López Cabrera, C.; et al. 2001. Introducción al conocimiento del medio ambiente. Curso Universidad para Todos. Editado por Juventud Rebelde, La Habana.

- Odum, E.P. 1972. Ecología. Nueva Editorial Interamericana, S.A., México. (*En el CD aparecen los capítulos 1,2,3,5,6,7 y 8*)
- Sinnott, E.W.; L.C. Dunn y T. Dobzhansky. 1968. Principios de Genética. Instituto del Libro. La Habana.
- Strickberger, M.W. 1986. Genética. Instituto del Libro, La Habana.