

## INTRODUCCION

Se define a la evolución biológica como "herencia con modificación". Supongamos un grupo de organismos A que viven en un tiempo dado; después de muchas generaciones, transcurrido un lapso de tiempo determinado, los descendientes de aquellos primeros organismos (grupo B) mostrarán diferencias de tamaño, color, forma, comportamiento, etc., con respecto a los primeros. Se dice, entonces, que el grupo original A ha evolucionado hasta el grupo B. La ciencia de la evolución pretende explicar cuáles son y de qué modo actuaron los mecanismos que posibilitaron el desarrollo de este proceso, y cuáles son las condiciones necesarias y en qué medida influyen para que se produzca.

Un aporte de gran importancia para comprender los pasos en la evolución de los organismos lo constituye el registro fosilífero. La Paleontología y la Evolución son dos ciencias que mantienen una estrecha vinculación y que se apoyan mutuamente. La evolución explica las causas por las que las faunas fósiles cambian gradualmente en el tiempo. O dicho de otro modo, explica por qué las faunas son diferentes en niveles estratigráficamente sucesivos. Este aspecto es de vital importancia para la estratigrafía pues constituye uno de los principios básicos de la geología histórica: Mediante las faunas fósiles es posible establecer la edad relativa de los estratos que las contienen. Por otra parte, la paleontología, por medio de esos mismos fósiles, ofrece las pruebas palpables y directas de la existencia del proceso evolutivo.

En los estudios paleontológicos es básico conocer qué es la evolución y cómo se produce para tener claro que los fósiles no representan organismos aislados sino que son los eslabones de una larga cadena de acontecimientos biológicos que comenzaron a producirse mucho antes del Cámbrico y que perduran en la actualidad. Cada especie que aparece en el registro



paleontológico se ha originado de antecesores que, en mayor o menor medida, diferían en ciertos caracteres. A su vez, estas especies han continuado cambiando gradualmente hasta originar las faunas que hallamos en la actualidad.

Este concepto, que hoy en día ha sido universalmente aceptado, fue establecido sólo en una época relativamente reciente, a partir de la segunda mitad del siglo pasado.

La concepción generalizada sostenía, hasta entonces, que las especies habían sido creadas por un Ser Superior y que éstas, una vez creadas, se mantenían inmutables en el tiempo. Los cambios faunísticos en una secuencia estratigráfica se explicaban mediante la existencia de una serie de catástrofes que destruían las faunas, seguidas de sucesivas creaciones para reponer las que habían sido destruidas. Estas ideas se reúnen actualmente bajo el nombre de Creacionismo. Entre los defensores de esta teoría merecen destacarse a Linneo y a Cuvier.

Linneo (1707-1778) fue un botánico sueco que propuso un sistema de nomenclatura para designar a los organismos, sistema que utilizamos en la actualidad, conocido como "Sistema Binomial de Nomenclatura". Este consiste en designar las especies mediante un nombre genérico y uno específico y ha sido tan útil que en la actualidad se lo sigue utilizando. Linneo ideó su sistema porque él estaba convencido de la fijeza de las especies. Según él, las especies actuales eran descendientes de "arquetipos" creados por el Ser Supremo y, por lo tanto, estáticas, sin posibilidad de transformarse. Las variaciones observadas en la naturaleza eran sólo desviaciones del arquetipo original.

Cuvier, contemporáneo de Linneo, es considerado el fundador de la paleontología de vertebrados por sus notables trabajos en ese campo. En sus estudios sobre mamíferos terciarios en la cuenca de París observó que a cada discordancia sucedía una fauna diferente a la del estrato inferior y supuso que las discordancias representaban cataástrofes. A cada una de estas cataástrofes había sucedido una nueva creación de la fauna, integra-



da por organismos diferentes de los precedentes.

En esa época un biólogo francés, Lamarck (1744-1829), dedicado al estudio de la sistemática, como resultado de sus observaciones concluyó que las especies no son inmutables o fijas sino que derivan, modificadas, de especies preexistentes. Convencido de que las especies varían (evolucionan) en el tiempo trató de explicar los mecanismos de esa transformación. Sus teorías a ese respecto se conocen como Lamarckismo y, en la actualidad, algo modificadas, como Neolamarckismo. La base esencial de su teoría (conocida también como "herencia de los caracteres adquiridos") es que el uso desarrolla a un órgano, mientras que el desuso puede atrofiarlo, y el desarrollo o atrofia del órgano de un progenitor se transmite a sus descendientes. Además este autor destaca como muy importante la influencia del ambiente, el que actuaría a través del sistema nervioso de los individuos. El ejemplo más claro (y tal vez un poco exagerado) del Lamarckismo es el origen del cuello de la jirafa. Aplicando esta teoría el cuello de las jirafas comenzó a alargarse paulatinamente a medida que intentaron comer las hojas más elevadas de los árboles. El mayor alargamiento del cuello, producido durante la vida de estos animales era heredado por sus descendientes, y así sucesivamente, hasta llegar al cuello muy alargado que poseen actualmente. Debido a la debilidad de los argumentos que sostenían la teoría de Lamarck y la gran "hostilidad" que existía en aquella época hacia el transformismo de las especies, esta primera teoría de la evolución cayó rápidamente en el descrédito. En realidad fue muy sencillo demostrar que los caracteres que un organismo adquiere durante su vida no son heredados por su descendencia. Sin embargo, ello no implica desconocer el extraordinario valor de Lamarck como científico y como precursor de las ideas evolucionistas.

#### DARWIN

Carlos Darwin (1809-1882) fue un naturalista inglés que, desde muy joven tuvo una gran inclinación hacia las ciencias



naturales. Debido a <sup>su</sup> gran interés por las ciencias rápidamente logró vincularse con distinguidos hombres de ciencia, lo que le abrió las puertas para que fuera incluido como naturalista en un viaje de exploración a bordo del barco inglés Beagle. Este viaje, que duró casi cinco años, comprendió la visita de numerosas islas del Atlántico, muchos puntos de la costa de América del Sur hasta Tierra del Fuego, en la Patagonia Argentina, así como algunas islas del Pacífico sur, entre las cuales las Islas Galápagos fueron muy importantes para el desarrollo de las ideas evolucionistas de Darwin. En el transcurso de este viaje, Darwin obtuvo un enorme volumen de datos, tanto biológicos como geológicos, lo que motivó la publicación de diversos trabajos científicos. Sin embargo, sólo en el año 1859, es decir, 23 años después del regreso del Beagle, Darwin dio a conocer su célebre teoría de la evolución, contenida en el libro "El origen de las Especies". En su metodología, Darwin aprendió mucho de los trabajos de Lyell en el campo de la geología, en especial del principio del actualismo, según el cual los procesos que operaron en el pasado son, en esencia, los mismos que operan en el presente. De este modo Darwin comenzó a efectuar observaciones de las variaciones de las plantas y animales, tanto en la naturaleza como en domesticidad. Uno de los primeros hechos fundamentales que observó fue que el éxito del hombre para lograr variedades útiles de animales y plantas se debe a su habilidad en seleccionar las variantes más adecuadas como individuos reproductores. También tuvieron una gran influencia los trabajos de Malthus sobre la lucha por la existencia. Ello fue aplicado a las plantas y animales y surgió la idea de la "selección natural" de las variantes más apropiadas para competir.

Por último hay que destacar que "El origen de las especies" fue producto de innumerables observaciones que fueron sintetizadas en un texto relativamente breve. Durante la realización del mismo, Darwin apuntó cuidadosamente todos los hechos aparentemente opuestos a su teoría y trató de darle una explicación racional.



Cuando Darwin aún no había publicado su teoría recibió una carta de un naturalista inglés, Alfred Russel Wallace, quien le exponía sus ideas sobre la transformación de las especies, las que coincidían casi totalmente con las suyas. Sin embargo, y dado que numerosos científicos conocían la obra de Darwin sobre este tema desde hacía muchos años, sugirieron que ambos autores publicaran juntos los resúmenes de sus teorías en el Journal of the Proceedings of the Linnean Society, lo que ocurrió en 1859. De este modo, con toda justicia, Wallace debe ser considerado el co-descubridor de la teoría de la evolución orgánica.

A partir de la publicación del "El origen de las especies" el evolucionismo se impuso con notable rapidez en los ambientes científicos, a pesar de la gran oposición de numerosos sectores menos ilustrados y más retrógrados de la sociedad.

En cuanto al aspecto científico, en que consiste la Teoría de la Evolución, tal como la propuso Darwin?

Las observaciones y conclusiones que de ellas extrajo son desde todo punto de vista lógicas, y pueden ser resumidas como sigue:

1º) Las especies son sumamente prolíficas. Normalmente el número de descendientes de cualquier especie es sumamente elevado. Si se consideran, por ejemplo, las estrellas de mar, una hembra pone por año cerca de 1 millón de huevos; si se tiene en cuenta que que la mitad, o sea 500.000 huevos, serán hembras que a su vez, al cabo de otro año pondrán cada una nuevamente 1 millón de huevos, es fácil suponer que al cabo de pocas generaciones las estrellas de mar formarían una capa de varios metros de espesor en el fondo de los océanos. Aun sin recurrir a ejemplos extremos como este, una pareja de elefantes, que tiene 1 cria una vez al año, teniendo en cuenta que cada cria al llegar a la madurez sexual se reproduce, al cabo de varios años habrán originado un número tan elevado de elefantes como no se conoce en la actualidad.

2º) La segunda observación efectuada por Darwin es



opuesta a la primera. Si bien la capacidad reproductiva es muy alta, el número de individuos en las poblaciones naturales permanece constante. Es un hecho ampliamente conocido que las poblaciones animales y vegetales no varían sustancialmente a lo largo de los años. (Si bien existe una ligera variación en el número de individuos, ello se debe a factores estacionales, es decir, períodos de mayor calor, variaciones en la abundancia de alimento, etc.). En ningún caso las poblaciones se incrementan según una progresión geométrica, como cabría esperar si se cumpliera lo establecido en el punto anterior.

De estas dos observaciones se desprende la primera conclusión de Darwin: Si las especies no aumentan en la proporción que cabría esperar de acuerdo a su descendencia, significa que muchos individuos, en una etapa u otra de su existencia, mueren. Existe, evidentemente una "lucha por la existencia" en la cual la gran mayoría mueren. Justamente en previsión de esta elevada mortandad es que las especies producen un gran número de descendientes, como forma de proteger su supervivencia.

3º) La tercera observación de Darwin se refiere a la variación que existe entre los individuos de una misma especie. Una observación cuidadosa revela que ningún individuo es exactamente igual a otro sino que siempre existen pequeñas diferencias en cuanto a talla, peso, color, forma, etc.

A partir de la primera conclusión ("lucha por la existencia") y de la tercera observación (variación dentro de las especies), Darwin dedujo la segunda conclusión: Si existe una "lucha por la existencia" como resultado de la cual sólo ciertos individuos sobreviven, y hay variaciones entre los individuos que conforman una especie, es lógico pensar que morirán más fácilmente aquellos cuyas variaciones no sean tan eficaces como las de otros, es decir, que hay una selección de individuos mejor dotados. A este proceso Darwin lo denominó "supervivencia de los más aptos" y el mecanismo que determina que esto ocurra lo denominó "selección natural".



La selección natural, actuando sobre los individuos con variaciones produce, a través de numerosas generaciones, una serie de cambios en los individuos de una especie. En consecuencia, la especie se ha transformado en otra, ha evolucionado. Este proceso es similar a la selección artificial practicada por los criadores de animales domésticos. En el caso de la selección natural, es la naturaleza misma, en lugar de la mano del hombre, la que "escoge" los mejores ejemplares. Los individuos que no son retenidos por este tamiz natural serán aquellos que, por sus características, poseen las mejores condiciones para sobrevivir en un medio ambiente determinado.

Darwin llegó así a plantear el mecanismo de la evolución en forma sencilla y clara. Su posición fue rápidamente aceptada y perdura, básicamente, hasta nuestros días. Si bien en algunas épocas se han enfatizado distintos aspectos como determinantes del proceso evolutivo -en algunos momentos se ha dado mayor importancia a la selección natural y en otros menos- se acepta universalmente que la evolución se produce por la selección de las variaciones mejor adaptadas al medio ambiente.

Logicamente, para comprender cómo actúan esos mecanismos es necesario conocer los mecanismos hereditarios. Darwin era consciente de esa necesidad y, al mismo tiempo, de que en su época no había una teoría que explicara satisfactoriamente las leyes que rigen la herencia. Como método de trabajo, sin creer que fuera lo real, ideó una teoría conocida como "teoría de la pangénesis", según la cual cada órgano de los padres daba origen a pequeñas partículas llamadas "pangenes" que se distribuían por la sangre y se acumulaban en los gametos o células sexuales. Producida la fecundación, los pangenes desarrollaban en el embrión los órganos de los cuales se habían originado, la descendencia era, en consecuencia, producto de la fusión de las "sangres" o de "trozos" de los padres.

A fines de siglo y comienzos del presente, un investi-



gador, Weismann, ideó la teoría conocida como "teoría del plasma germinal". Weismann había observado que durante la división celular o mitosis los cromosomas se dividían ordenadamente, y como él creía que la transmisión de los caracteres a los hijos (herencia) debía ser algo sumamente ordenado y preciso, consideró que los cromosomas eran los encargados de la transmisión hereditaria. Más aún, de acuerdo a su teoría, predijo que, en algún momento, el número de cromosomas de las células reproductoras debía dividirse en dos. Este proceso fue descubierto poco después y se conoce con el nombre de división reductora o meiosis.

A mediados del siglo pasado un monje alemán, Gregorio Mendel, a partir de cruzamientos entre vegetales, había elaborado una serie de postulados relativos a la herencia de los caracteres. En la época en que él los dio a conocer nadie, ni el mismo, comprendió la importancia de sus descubrimientos, y sus trabajos cayeron en el olvido. Mucho después de su muerte, ya hacia fines del siglo XX, varios investigadores "redescubren" las tesis de Mendel y recién se comprende el valor extraordinario de su obra. Lo que en la actualidad se conoce como las "Leyes de Mendel" constituye la base de la genética moderna. Mendel descubrió que los caracteres heredados son independientes unos de otros y que en esa forma se transmiten de padres a hijos. Los elementos responsables de los caracteres visibles se comportan como partículas independientes, por lo que las leyes de Mendel se conocen también con el nombre de "herencia particulada".

Las experiencias de Mendel pueden resumirse como sigue: cruzó plantas de arvejas de piel lisa y color amarillo con plantas de arvejas de piel rugosa y color verde. La generación resultante estaba formada por plantas con arvejas de piel lisa y color amarillo (semejantes a uno de los padres), piel rugosa y de color verde (semejantes al otro padre) y otros dos grupos de plantas, unas cuyas arvejas eran de piel lisa pero de color verde y otras de piel rugosa pero de color amarillo. La proporción de plantas de cada una de estas cuatro clases se conoce como "proporción mendeliana" y se cumple con frecuencia en la naturaleza.



El hecho de que aparecieran plantas cuyas arvejas tenían caracteres de ambos padres (piel lisa y color verde y piel rugosa-color amarillo) indicaba que la condición de piel lisa o rugosa no estaba necesariamente ligada al color, verde o amarillo, es decir, que los caracteres se habían transmitido independientemente.

Posteriormente, Morgan llamó a esas partículas que transmitían los caracteres genes, nombre del cual deriva genética (estudio de la herencia).

A partir del comienzo del presente siglo, los estudios de genética se incrementaron enormemente y la mayoría de los conceptos fueron incorporados a la teoría de la evolución como base para comprender la naturaleza y origen de las variaciones en las poblaciones animales y vegetales. La ciencia de la evolución, asimismo, fue incorporando numerosos conceptos modernos provenientes de otras ciencias como la Ecología, Embriología, Anatomía Comparada, Estadística, Fisiología, Paleontología, etc. La suma de todos estos nuevos conceptos sirvieron para enriquecer y definir con mayor precisión y detalle los postulados originales de Darwin. Es por ello que actualmente se habla de Neodarwinismo. Aludiendo a la incorporación de numerosas disciplinas científicas a la teoría de la evolución se puede decir que en la actualidad nos encontramos en una etapa de síntesis de conocimientos, por lo que, con más propiedad se habla hoy en día de la Teoría Sintética de la Evolución o Síntesis Moderna.

#### ORIGEN DE LA VARIABILIDAD

##### Algunos conceptos sobre genética

Los "corpúsculos" de Mendel o los "genes" de Morgan, los encargados de la transmisión de la herencia, ¿qué son?, ¿dónde se encuentran?, ¿cómo actúan?



Recordemos la estructura general de una célula simple: está constituida por un citoplasma rodeado por una membrana semipermeable, dentro de la cual se destaca el núcleo celular.(Fig.1)

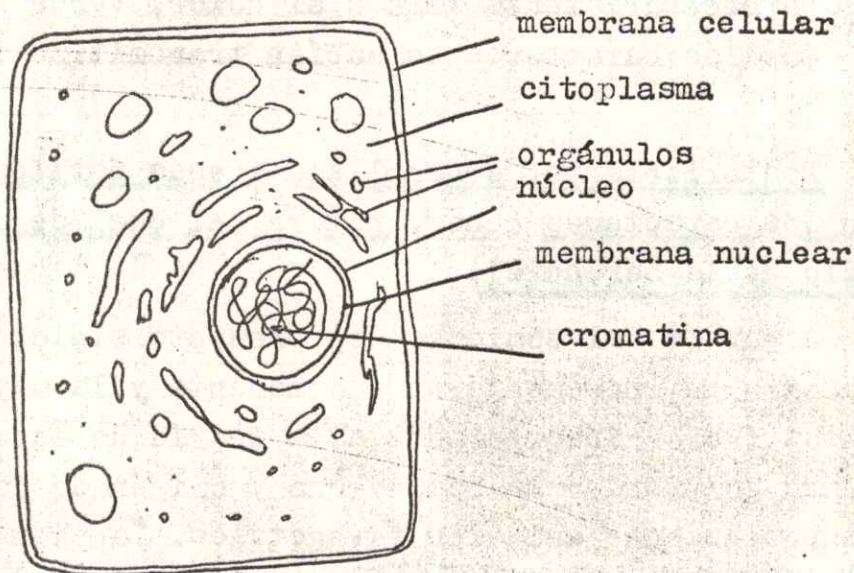


FIG.1

Dentro de l núcleo existe una red de filamentos muy finos que, por la facilidad con que se tiñen con ciertos colorantes, fueron llamados "cromatina". La cromatina nuclear está formada por largas cadenas de un compuesto que no se encuentra fuera del núcleo, el acido desoxirribonucleico o ADN. Cuando la célula está próxima a dividirse, la cromatina nuclear cambia de aspecto: los finos filamentos se acortan y se engrosan y pueden reconocerse cuerpos de forma definida, conocidos como cromosomas. La forma de los cromosomas es variable, según puede verse en la Fig.2.

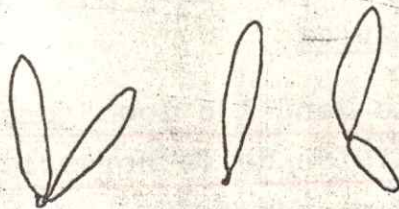


FIG.2



El número de cromosomas que hay en el núcleo de cada célula del cuerpo es constante y es el mismo para todos los individuos de una misma especie. Durante el crecimiento del individuo y para reponer los tejidos que se van desgastando, las células están en constante división. Esta división es simple: las células prácticamente se "parten por la mitad", dando origen a dos células hijas. El núcleo sufre el mismo proceso, pero para que el número de cromosomas se mantenga constante, antes de dividirse, cada cromosoma se escinde longitudinalmente y así, cuando el núcleo original da dos núcleos, cada uno de éstos mantiene el mismo número de cromosomas característico de la especie. (ver figura)

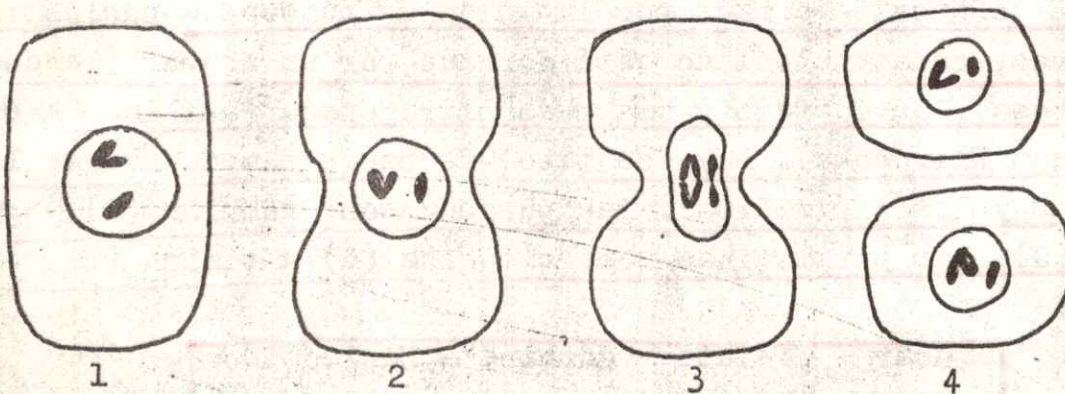


FIG. 3: 1, 2, 3 y 4 son pasos en una división celular. En 3 los cromosomas se han escindido y en 4 cada célula hija tiene el mismo número de cromosomas que la célula original.

Esta división celular por la cual las células hijas mantienen el mismo número de cromosomas se llama mitosis. Después de ocurrida la mitosis, cuando los núcleos están en reposo, los cromosomas comienzan a alargarse y adelgazar y ya no es posible individualizarlos; sólo se ve la red de cromatina.

Independientemente del número total de cromosomas de un núcleo, entre ellos pueden reconocerse pares semejantes en



cuanto a su forma y comportamiento durante la división. A estos cromosomas se los llama homólogos. Más adelante volveremos a hablar de ellos.

Los genes están en los cromosomas. ¿Qué son los genes? La definición sólo puede ser dada a partir de sus efectos dado que no han podido ser "vistos" hasta el presente (Si bien en ciertos cromosomas gigantes de las glándulas salivales de algunos insectos es posible observar bandas alternantes claras y oscuras que algunos autores comparan con los genes). Se ha tratado de elaborar modelos que puedan explicar las causas de los efectos visibles y, hasta el momento, el más acertado parece ser el propuesto por Watson y Crick. Según estos autores, los genes se disponen linealmente a lo largo de una cadena de ADN. El ADN está formado por la unión de numerosos nucleótidos. A su vez, cada nucleótido está formado por un azúcar (la desoxirribosa), un fosfato y una base nitrogenada (anillos de Carbono con Nitrógeno). Hay dos tipos de bases nitrogenadas: las purinas y las pirimidinas. Las purinas son: adenina (A) y guanina (G); las pirimidinas son: citosina (C) y timina (T).

O sea:

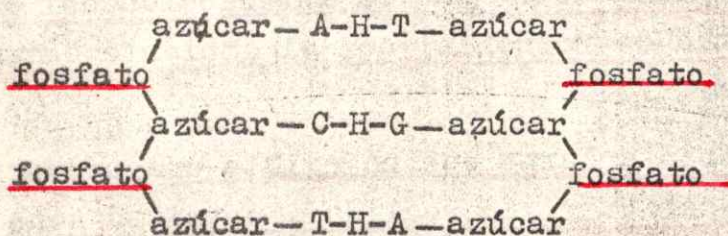
Azúcar + fosfato + adenina	= Nucleótido
" + " + guanina	= Nucleótido
" + " + citosina	= Nucleótido
" + " + timina	= Nucleótido

Nucleótido + Nucleótido + Nucleótido +.....,etc. = ADN

La estructura ideada por Watson y Crick establece que los nucleótidos forman largas cadenas y que siempre hay dos de estas cadenas arrolladas en espiral una junto a la otra, formando una hélice alrededor de un eje imaginario. Las dos cadenas arrolladas tendrían el aspecto de una escalera en espiral cuyos peldaños estarían formados por las bases nitrogenadas de cada cadena, unidas entre si por enlaces de Hidrógeno. Las combinaciones posibles entre las bases que forman un "peldaño" (A con T, T con A, C con G, G con C) sirve de código para la infor-



mación genética, del mismo modo que la combinación de puntos y rayas del alfabeto Morse puede servir para codificar cualquier información verbal. (Fig.4)



b

FIG.4: Modeló de Watson y Crick. a: estructura espiral del ADN  
b: detalle de la estructura.



a

Un cambio en la disposición de estas bases traería como consecuencia un efecto sobre algún aspecto del individuo, y ese efecto será transmitido a los descendientes. Se dice que se ha producido una mutación.

Cómo se delimita un gene particular en esa secuencia de nucleótidos? El concepto de gene es un concepto funcional. Los genes no son "pedazos" definidos de la cadena. Cualquiera sea el tamaño de la parte de la cadena que actúe sobre un carácter, desde una base hasta una secuencia de numerosas bases, constituye un gene.

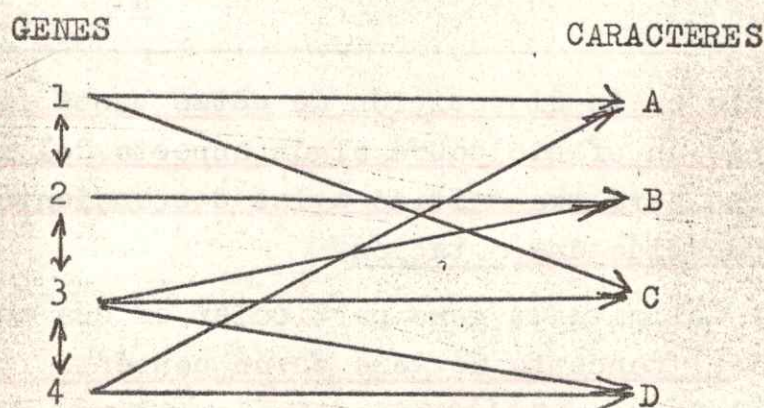
La totalidad del material génico de un individuo constituye su genotipo. El genotipo no determina caracteres extraordinariamente rígidos, sino que presenta cierta flexibilidad o amplitud de reacción (ó norma de reacción), por la cual ciertos caracteres se manifiestan sólo bajo ciertas características ambientales. Una persona que siempre ha hecho trabajos livianos (oficina) tiene las palmas de las manos suaves, pero si, por ejemplo, comienza a realizar trabajos de albañilería es seguro que la piel de sus manos desarrollará callos protectores. En este caso el genotipo permitía la aparición de un carácter



(los callos de las manos) que no se manifestó hasta que las condiciones del ambiente (el trabajo rudo) no lo hicieron necesario. Los caracteres que se manifiestan constituyen el fenotipo. Por eso, podemos decir que la interacción del genotipo (con su amplitud de reacción) con el ambiente determina el fenotipo.

Es conveniente aclarar que no existe una correspondencia estricta gene-carácter. En realidad, un mismo gene determina normalmente varios caracteres y, por otra parte, un mismo carácter suele estar bajo la acción de varios genes (pleiotropía). Además, la acción de un gene puede modificarse según la influencia de genes vecinos, por lo que se dice que los genes "interactúan" entre sí. (Fig.5).

FIG.5- Pleiotropía, interacción.



Como se advierte, el genotipo de un individuo es un complejo equilibrado, donde no existen compartimientos ais lados sino que hay una estrecha relación entre todos sus componentes. Por esta razón, cuando se producen mutaciones de cierta magnitud se rompe el delicado equilibrio genotípico y el embrión en gestación no llega a nacer o muere a poco de haber nacido. Dada la influencia recíproca de los genes, la mutación de uno de ellos puede provocar cambios en los efectos de los vecinos, por lo que se alteran varios caracteres. Pequeñas mutaciones que no llegan a dislocar el equilibrio del genotipo son frecuentes y normalmente no presentan efectos muy marcados



ni llegan a ser letales.

Habíamos dicho que los cromosomas se presentan en parejas de homólogos. El lote de genes de un cromosoma afecta a los mismos caracteres sobre los que actúan los genes de su cromosoma homólogo. Es decir, que hay una pareja de genes, uno en cada cromosoma homólogo, que afectan el mismo carácter y tienen la misma posición en el cromosoma. A estos pares de genes se los llama pares alélicos o, simplemente, alelos. El efecto de los alelos no siempre es igual. En la mayoría de los casos uno de los alelos ha sufrido una ligera mutación, lo que da por resultado que su efecto sobre el carácter sea diferente. Por ejemplo, en una planta un gene determina que las flores sean de color rojo y su alelo (que ha mutado) condiciona que sean blancas. Si en el individuo (la planta en este caso) los dos alelos son iguales y condicionan el color rojo, la planta tendrá flores de ese color. Puede ocurrir que los dos alelos sean los que condicionan color blanco, y entonces las flores serán blancas. Por último, puede ocurrir que uno de los alelos condicione el color rojo y el otro el color blanco; en este caso es probable que las flores sean de color rosado. En muchos casos, sin embargo, la presencia de los dos alelos que determinan caracteres distintos no da como resultado la manifestación de un carácter intermedio (rosado) sino que aparece el efecto de uno de los alelos (rojo en nuestro ejemplo). A los genes que imponen sus efectos sobre su alelo se los llama dominantes y a sus alelos, recesivos. Se los simboliza a los alelos dominantes con letras mayúsculas y a los recesivos con minúsculas.

Supongamos un par de alelos A y a. A es el alelo dominante y a el recesivo. Un individuo puede tener el par dominante AA o el par recesivo aa y se dice que es homocigota para ese carácter. Si los genes son Aa se dice que es heterocigota (los genes son diferentes). En consecuencia, cuando la dominancia es completa, los individuos que sean homocigotas dominantes AA o heterocigotas Aa tendrán un fe-



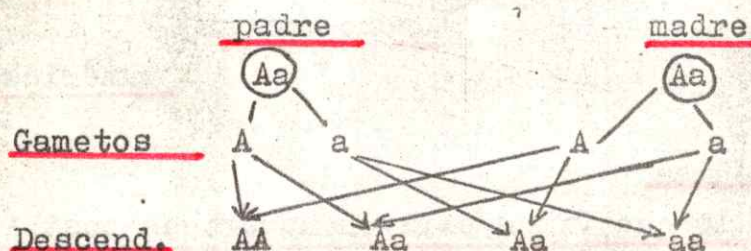
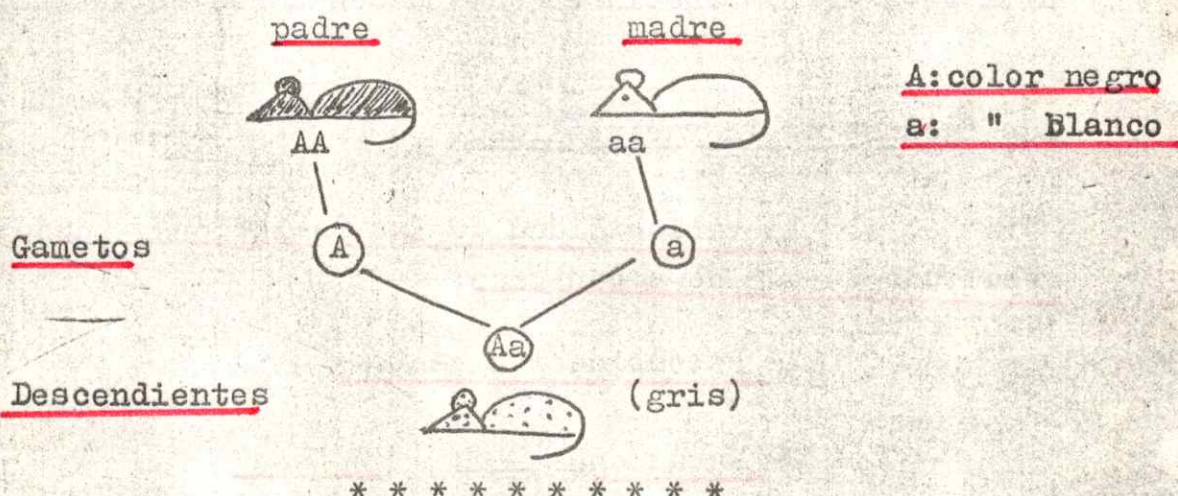
notipo determinado por A. Para que el fenotipo que condiciona a se manifieste, el individuo debe ser homocigota recesivo (aa). Cuando la dominancia no es total (dominancia incompleta) el carácter de A se manifiesta sólo en el homocigota dominante (AA). En los heterocigotas (Aa) el fenotipo es intermedio entre A y a (recordar el ejemplo de las flores: AA condiciona color rojo, aa blanco y Aa, rosado.)

¿Cómo se distribuyen los alelos a los descendientes? Dijimos antes que Weismann había deducido que en algún momento debería producirse una división reductora. En efecto, así sucede. Todas las células del organismo se dividen por mitosis, excepto ciertas células de las gonadas o glándulas sexuales. Estas células de las gonadas son las que originan los gametos (óvulos o espermatozoides) por medio de una división reductora o meiosis. La meiosis tiene un desarrollo muy complejo y no lo vamos a tratar aquí. Sólo destacaremos dos pasos importantes: 1º, en un momento dado, los cromosomas homólogos se aparean (se colocan uno junto al otro) e intercambian parte de su material (entrecruzamiento o crossing-over), de tal manera que al separarse algunos genes habrán cambiado de posición en la secuencia, otros habrán migrado de un cromosoma a su homólogo, etc. 2º, luego del intercambio los cromosomas homólogos se separan y al completarse la división celular los componentes de cada par de homólogos se han separado rápidamente y se han dirigido a los extremos opuestos del núcleo en división. De este modo, las células hijas resultantes tendrán cada una la mitad del número de cromosomas normal para la especie y ninguna tendrá el par de homólogos completo, ya que cada una contendrá a uno de los cromosomas que constituyen el par. De este modo, en un padre que es homocigota dominante para un carácter (AA) los espermatozoides serán todos A (para ese carácter). Si la madre es homocigota recesivo (aa) (para el mismo carácter) sus óvulos serán todos a. En la fecundación, al unirse un espermatozoide a un óvulo se reconstruye el número de cromosomas de la espe-



cie y cualquier espermatozoide que se una a cualquiera de los óvulos dará como resultado un embrión heterocigota para ese carácter (Aa).

Si los padres son heterocigotas los gametos de ambos serán A o a. Como la unión de un espermatozoide determinado con un óvulo es al azar, si se tienen en cuenta las combinaciones probables entre A y a, los descendientes serán AA, ó Aa, ó aa.



Genotipos: 1 homocigota dominante, 2 heterocigotas, 1 homocigota recesivo.

Fenotipos: 1 negro (AA); 2 grises (Aa); 1 blanco (aa).

Proporción de fenotipos: 1:2:1.

El ejemplo dado es para un caso de dominancia incompleta. Si A fuera un alelo completamente dominante, la proporción de fenotipos resultante (de todos los hijos posibles) sería diferente. En este caso el fenotipo negro estaría condi-



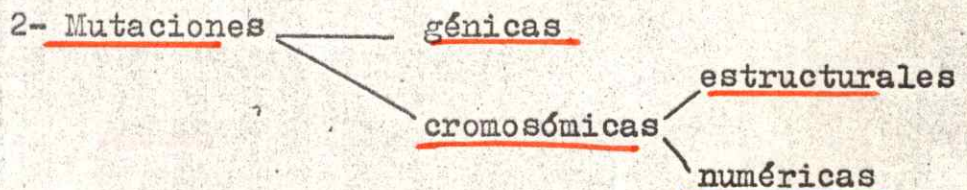
cionado no sólo por el genotipo AA, sino también por Aa, o sea que habría tres descendientes negros por cada blanco. Esta proporción de 3:1 se cumple normalmente en los casos en que hay dominancia completa y es una de las proporciones de Mendel, que mencionáramos páginas atrás.

Si se tiene en cuenta que lo explicado más arriba es tomando como ejemplo una sola pareja de alelos, y que el número de genes puede llegar a ser muy elevado (se calcula que en el hombre puede haber hasta 120.000) se comprenderá la infinita gama de combinaciones que pueden darse en un individuo.

### Las fuentes de la variabilidad

La variabilidad de las poblaciones puede ser el resultado de varios mecanismos:

#### 1- Recombinación génica



#### 1- Recombinación génica

Según lo que vimos existen numerosas posibilidades de combinación teniendo en cuenta la cantidad de genes existentes en un individuo. La variación producida por la recombinación de genes es normal y es la fuente de la mayoría de las variaciones que se pueden observar en una población. Si tomamos como ejemplo las poblaciones humanas, todos sabemos que es frecuente que los hijos no sean idénticos a los padres. Normalmente existen caracteres comunes a los progenitores pero también aparecen otros en parte semejantes a familiares más alejados (tíos, abuelos) y otros que son propios. Además de ser la



fuente más común de variación, la recombinación es la menos nociva ya que, al ser combinaciones dentro de un juego equilibrado de elementos, el equilibrio genotípico no se altera.

## 2- Mutaciones

La mutación implica un cambio permanente que se hereda. Las mutaciones pueden producirse a nivel de los genes o de los cromosomas.

a) Mutaciones génicas: son las que se producen a nivel de los genes. Las pequeñas mutaciones son muy frecuentes en la naturaleza. De hecho, se considera que del par de alelos uno es un mutante, puesto que los dos deberían ser iguales: al haber un alelo dominante y uno recesivo, es porque uno de ambos ha mutado. Muchas de esas mutaciones no deben haber sido viables, pero debemos tener en cuenta que el equilibrio del genotipo de una especie es el producto de una larga evolución, donde se deben haber perdido muchas combinaciones por no ser viables. Las pequeñas mutaciones, que generalmente pasan inadvertidas, normalmente no llegan a alterar el equilibrio genotípico ni a producir "monstruos" que, de hecho, no podrían sobrevivir. Se habla a veces de grandes mutaciones, pero éstas, si se producen, no son viables dado que alteran radicalmente el equilibrio del genotipo y producen individuos cuyas anormalidades no les permiten adaptarse al medio ambiente.

b) Mutaciones cromosómicas: Las mutaciones cromosómicas se producen a nivel de los cromosomas y durante la meiosis. Cuando los cromosomas homólogos se aparean pueden intercambiar trozos con el resultado de que uno de ellos tendrá una dotación de genes duplicada que faltará en el otro. A veces las alteraciones no ocurren por intercambio sino que se producen dentro del mismo cromosoma, cuando una secuencia de genes invierte su posición. Por ejemplo, si en un cromosoma en el cual el orden de las partes es ABCDEFGHI se produce la inversión del segmento



D a G el ordenamiento resultante será ahora ABCGFEDHI . La parte C del cromosoma estará ahora en la vecindad de G y no de D, como antes de producirse la inversión y por lo tanto las influencias recíprocas de los genes próximos serán distintas. En estos casos, debido a una influencia diferente de la normal, un gene puede comportarse de un modo distinto a lo habitual, como si hubiera mutado. Este fenómeno se llama "efecto de posición".

Las mutaciones cromosómicas se han producido con frecuencia en experiencias de laboratorio y son comunes en la naturaleza.

Estas mutaciones cromosómicas se llaman estructurales porque afectan a la estructura de los cromosomas. Pero pueden producirse cambios en cuanto al número de cromosomas y a estas mutaciones se las llama numéricas.

El número normal puede variar por adición o ausencia de un cromosoma. Estos casos producen individuos anormales y frecuentemente no viables.

Un proceso frecuente es la duplicación del número normal. Este fenómeno, llamado poliploidía, se presenta en las plantas con mucha frecuencia pero es sumamente raro en los animales, y trae como consecuencia que el número habitual de cromosomas se duplique, triplique, etc. Uno de los ejemplos más conocidos es el del trigo, del cual se conocen varias especies, unas cuyo número cromosómico es 14, otra en la que el número es 28 y otra de 42. Se ha establecido que a partir del número 14 las otras dos especies son poliploides. Las causas de la poliploidía no están del todo claras, pero parecen originarse en meiosis en las cuales los cromosomas homólogos no se separan. La poliploidía origina individuos con características distintas a las de los padres y, por consiguiente, a las de su especie. Su éxito se debe a que normalmente ocurre en plantas que se autofecundan, pues un poliploide, en el momento de formarse, no tendría individuos iguales con quienes aparearse. Es probable que sea esta la razón de su ausencia entre los animales ya que en éstos la fecundación es sumamente rara.

auto-



Una vez aparecido un poliploide ya no se cruza con los individuos de la especie de sus progenitores, es decir que queda aislado reproductivamente. Por eso la poliploidía es un mecanismo de origen de nuevas especies entre los vegetales.

\* \* \* \* \*

### SELECCION NATURAL

Durante mucho tiempo el concepto de selección natural fue un concepto rígido: los individuos adaptados viven, los no adaptados mueren. La representación gráfica era la de un venado perseguido por un carnívoro: si el venado era veloz (buena adaptación) el carnívoro no lo alcanzaba y por lo tanto el venado vivía. Si, por el contrario, el venado era alcanzado y devorado, estaba "mal adaptado".

De acuerdo a esta "ley del todo o nada" las poblaciones deberían ser perfectas. Pero lo que puede observarse en la naturaleza no es precisamente eso.

El concepto se aclara si se tienen en cuenta dos factores: 1º, lo que cuenta en la evolución no es la supervivencia sino el éxito reproductivo. Una mala adaptación no significa necesariamente que el individuo muera pero sí que no llegue a reproducirse. Lo importante es la contribución hecha por un genotipo al conjunto de genes de la población en la generación siguiente y en las posteriores. Puede suceder que un individuo inferior consiga reproducirse mientras que otro mejor adaptado, por diversas circunstancias no lo logre. Aquí debemos tener en cuenta un 2º punto importante: la selección natural es un fenómeno estadístico, porque su acción no se limita a individuos aislados sino a poblaciones. Del conjunto de genotipos existentes en una población dada, algunos tendrán mayores probabilidades de perpetuarse que otros, porque los individuos mejor adaptados tienen mayores probabilidades de reproducirse que los menos adaptados. Cuanto mayor sea la



diferencia de adaptación entre los genotipos, la probabilidad de perpetuarse el menos adaptado será menor. Por eso se dice que la selección natural es la perpetuación diferencial de los genotipos. La introducción de la probabilidad al concepto de selección natural permitió comprender y explicar los casos observados en la naturaleza. Existe en la literatura gran cantidad de ejemplos al respecto de los cuales mencionaremos sólo uno, muy difundido, que es el del melanismo industrial en mariposas de Inglaterra.

El melanismo (coloración oscura) producido como resultado del desarrollo industrial del siglo pasado afectó a varios géneros y especies de mariposas de las regiones vecinas a áreas industriales. De entre las especies que sufrieron el fenómeno citaremos a modo de ejemplo el caso de Lymantria monacha. A comienzos del siglo pasado L.monacha era una especie típicamente de alas blancas, con algunos esporádicos individuos de alas oscuras, ansiosamente buscados por los coleccionistas. Las poblaciones de la especie se distribuían en varias zonas de Inglaterra y su lugar habitual de vida era sobre los troncos de árboles cubiertos por una especie de musgo blanquecino. Con la aparición y subsiguiente desarrollo de industrias en ciertas regiones, y, como consecuencia, a raíz del humo tóxico desprendido, los musgos blancos fueron muriendo al mismo tiempo que se ennegrecía la corteza de los árboles en las zonas aledañas. A fines de siglo, las poblaciones de L.monacha de las regiones industriales estaban compuestas por una notoria mayoría de individuos oscuros y, en el presente siglo, las mariposas de alas blancas constituyen los ejemplares apreciados por los coleccionistas.

Evidentemente, la causa de la abundancia de individuos melánicos y la desaparición paulatina de los blancos es el cambio operado en la coloración del sustrato habitual. Al oscurecerse la superficie de los árboles por el hollín y por la falta del musgo claro, las mariposas blancas se convirtieron



en presas fácilmente distinguibles para sus predadores habituales. Los esporádicos individuos melánicos tuvieron así la posibilidad de reproducirse con más éxito que los blancos. Por otra parte se comprobó que el melanismo en esa especie está asociado a una mayor resistencia al envenenamiento por sales de plomo (recuérdese que un mismo gen puede tener efectos múltiples) lo que aceleró el éxito de los individuos oscuros.

Debemos tener en cuenta que el cambio en la proporción de individuos melánicos y claros fue un proceso gradual, producido a través de varias generaciones. Mientras las condiciones ambientales se mantuvieron dentro de sus límites habituales la proporción de individuos blancos y oscuros se mantuvo constante, con una gran mayoría de fenotipos blancos adaptados mejor a esas condiciones. El cambio radical de las condiciones ambientales produjo un cambio de los valores selectivos de los genotipos y se tradujo en el éxito de los fenotipos que se adaptaban mejor a la nueva situación. Este éxito no fue brusco, ni el cambio en la proporción de los fenotipos fue absoluto: muchas mariposas blancas continuaron reproduciéndose y muchas oscuras habrán sido devoradas, sólo que la probabilidad de sobrevivir y reproducirse de las oscuras era y es mucho mayor que la de las blancas.

La mayor resistencia al envenenamiento por plomo fue un factor adicional que aceleró el proceso de cambio de la proporción de fenotipos blancos y melánicos. Este factor estaba presente en la especie por su asociación con los genes que producen melanización pero fue de gran importancia en este caso. Por eso, a caracteres de este tipo se los llama "preadaptativos", es decir que estaban presentes antes de que fueran esenciales para la adaptación de la especie a nuevos requerimientos del ambiente.

¿Sobre qué actúa la selección natural?

La selección actúa sobre genotipos o sobre fenoti-

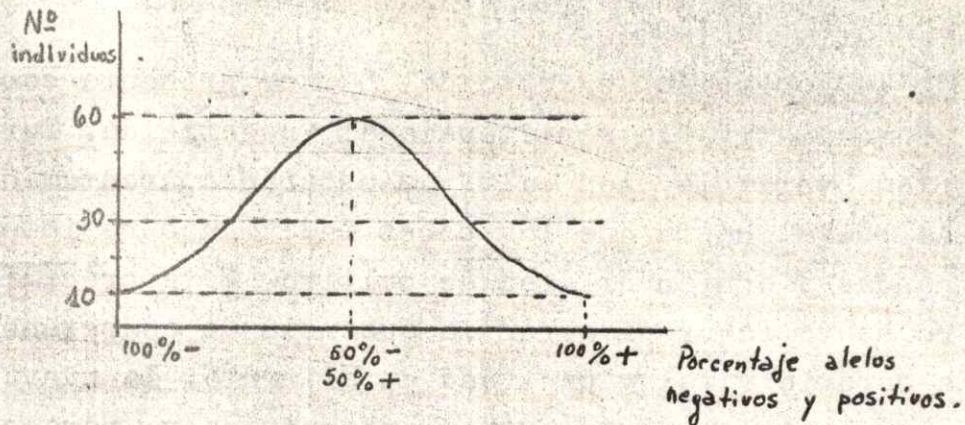


pos? Volvamos al ejemplo de la página 17. Si el alelo A tiene dominancia completa, los heterocigotas Aa tendrán el mismo fenotipo que los homocigotas dominantes AA, es decir, serán ratones de color negro. Para que aparezca uno blanco debe darse la combinación de los dos alelos recesivos aa. Supongamos ahora que el color blanco en estos ratones es desventajoso y, en cambio, el negro es altamente favorable. Obviamente, la mayoría de la población será de color negro. Pero el fenotipo negro está condicionado por dos genotipos, Aa ó AA. Si la selección actuara sobre genotipos debería disminuir la frecuencia de heterocigotas, portadores del alelo a. Tal cosa no ocurre. Las condiciones del ambiente favorecen a los individuos de color negro, no importa su genotipo. Cuando el genotipo no se manifiesta, la selección no puede actuar sobre él. La selección natural actúa sobre fenotipos.

Hay genes (de hecho, la mayoría de los genes) que añaden muy poco a la adaptación. Sin embargo no deben despreciarse, porque un lote de pequeñas ventajas combinadas en un genotipo único puede ser importante. Los valores selectivos son acumulativos y pequeñas ventajas adicionadas a través del tiempo permiten que gradualmente se adquiera una mejor adaptación.

Supongamos una población con 1.000 alelos donde cada uno ejerce un efecto ligero sobre la viabilidad, algunos positiva y otros negativamente. Por recombinaciones sucesivas y entrecruzamientos al azar la mayoría de los individuos de la población tendrán una mezcla de alelos positivos y negativos en partes aproximadamente iguales (50% de cada uno). Un escaso número de individuos tendrá genotipos formados en su totalidad por alelos negativos y otro tanto por positivos. Puede trazarse la curva siguiente:





De generación en generación, los individuos que tienen un genotipo formado por alelos negativos irán desapareciendo (esos genotipos no se perpetuarán) e irá aumentando la cantidad de individuos en cuyos genotipos haya una mayor cantidad de alelos positivos. La curva se desplazará a la derecha. Esto se mantendrá equilibrado mientras las condiciones se mantengan normales, es decir, mientras la presión ejercida por la selección (presión de selección) sea aproximadamente constante. La presión de selección no es uniforme. Pensar eso sería considerar que el ambiente es invariable. Normalmente hay pequeñas fluctuaciones que no afectan mayormente a los organismos que viven adaptados a determinado ambiente. Pero a veces se producen fluctuaciones energéticas (bruscos cambios climáticos, plagas, predadores nuevos, etc.) y una fuerte presión de selección acelera considerablemente (o cambia de sentido) el desplazamiento de la curva de frecuencias de los alelos. Normalmente los individuos ubicados en nuestro gráfico en el extremo de la curva desaparecerán de la población rápidamente y se establecerá una nueva proporción de alelos.

Supongamos una población de insectos, plaga de ciertos sembrados. Del total de la población, un 5% de individuos presenta una combinación de genes con ligeras variaciones visibles (color, distribución de cerdas, etc.) asociadas a una resistencia a determinados fármacos. Si la plaga es atacada con un insecticida cuyo principio activo radica en esos compuestos, se producirá la mortandad de la gran mayoría de



de la población, excepto del 5% que presenta como carácter preadaptativo la resistencia al insecticida. Durante un período variable, los cultivos estarán aparentemente libres de la plaga, hasta que los pocos individuos resistentes se expandan y ocupen el área de cultivo. Este crecimiento en número se ve favorecido por la ausencia de competencia en cuanto a espacio vital y cantidad de alimento. La nueva cepa originada es ahora resistente al plaguicida y, para combatirla, se deberá aplicar un nuevo insecticida. Este fenómeno es muy común y es semejante a lo ocurrido con el DDT.

\* \* \* \* \*

#### Ley de Hardy-Weinberg

La herencia particulada implica que los genes se transmitan independientemente unos de otros, por lo tanto, en una población los caracteres que permanecen ocultos en una generación (el recesivo de un par de heterocigotas) pueden aparecer en la generación siguiente (como homocigotas recesivos). De este modo cabría esperar que la frecuencia de los genes (tanto recesivos como dominantes) se mantenga estable en la población durante un número indefinido de generaciones. Dicho en otras palabras, la proporción de alelos (dominantes y recesivos) debería mantenerse constante. Si esto fuera así, las poblaciones serían invariables y no habría evolución. De hecho, esto no ocurre en la naturaleza. ¿Cuál es la razón?

En primer lugar, debemos tener en cuenta el tamaño de la población, el número de sus individuos. Supongamos una población reducida, compuesta por ejemplo por 10 individuos. Ese número está limitado por diversos factores (disponibilidad de espacio, cantidad de alimentos) de modo que en las generaciones siguientes no podrá ser sobrepasado ni tampoco disminuido (la disminución progresiva llevaría la población a la extinción). Habrá, sin embargo, una fluctuación periódica del



número de individuos que oscilará alrededor de 10. En estas condiciones lo normal es que algunas combinaciones genotípicas se pierdan y, en cambio, se propaguen otras. En pocas generaciones la frecuencia de los alelos habrá variado notablemente. Esto sucede porque en tan pocos individuos no puede presentarse la amplia gama de combinaciones que posibilita el genotipo de la especie. Por el contrario, en poblaciones grandes es más probable que aparezcan más combinaciones y, si el intercambio genotípico (reproducción) es al azar, se mantenga una determinada proporción en la frecuencia de los alelos. Si se toman grupos de individuos aislados posiblemente se notarán diferencias más o menos marcadas, pero considerando a la población en su conjunto, la aparición de los alelos se mantendrá a un ritmo casi constante.

En segundo lugar, debemos tener en cuenta que en todo momento actúa la selección natural y por lo tanto los fenotipos resultantes de las combinaciones de genes posibles estarán sometidos a la fuerza de la selección.

La variabilidad de la frecuencia de los alelos se expresa matemáticamente por una ley, conocida por el nombre de sus autores como LEY DE HARDY-WEINBERG cuyo enunciado es: "la frecuencia de los alelos de una población se mantiene constante si la población es infinitamente grande, los apareamientos son al azar y sobre ella no actúa la selección natural".

En muchos casos la aplicación matemática de esta ley es útil para analizar la composición genética de las poblaciones.

\* \* \* \* \*



## EL CONCEPTO DE ESPECIE

### La especie en Biología

Durante mucho tiempo el concepto de especie fue un concepto morfológico: dos individuos pertenecen a la misma especie si sus caracteres morfológicos son semejantes. El criterio más difundido para determinar si dos animales pertenecían a dos especies distintas se basaba en la esterilidad de los híbridos, cuyo ejemplo más clásico es el de la mula (cruzamiento entre caballo y asno).

Los hechos observados en la naturaleza y en pruebas de laboratorio contradecían muchas veces esos criterios. Por ejemplo, si se apareaba en laboratorio una pareja compuesta por individuos provenientes de dos grupos distintos, que normalmente no se cruzaban en estado natural, podía suceder que tuvieran descendencia fértil. Por el contrario, en otros casos, una pareja compuesta por individuos morfológicamente semejantes podían no cruzarse en ninguna condición. Todo esto llevó a reconsiderar el concepto morfológico y en la actualidad se admite que la especie en biología consiste en grupos de poblaciones aislados reproductivamente de otros grupos análogos. Lo que cuenta ahora es, entonces, el aislamiento en la reproducción con respecto a poblaciones simpátridas (\*) semejantes. Por supuesto que los individuos pertenecientes a una misma especie tienen más semejanzas entre sí (morfológicas) que los que pertenecen a especies distintas. Pero se conocen muchos casos en los que individuos de especies distintas (reproductivamente aisladas) tienen, aspecto superficial semejante, mientras que, den-

---

(\*) Se dice que dos poblaciones son simpátridas cuando sus áreas de distribución coinciden, o por lo menos, las áreas de reproducción. El término opuesto es alopátridas, para poblaciones de áreas geográficas separadas.



tro de la misma especie, debido a una amplia variabilidad, los individuos tienen rasgos superficiales diferentes.

Los mecanismos que permiten el aislamiento reproductivo son propiedades biológicas de los individuos, que impiden que se crucen poblaciones actual o potencialmente simpátricas. Esos mecanismos son variados y se los ha clasificado como sigue:

1º) Mecanismos que impiden los cruzamientos interespecíficos (PRECOPULATORIOS).

- a) Las parejas potenciales no se encuentran (aislamiento estacional, es decir que sus épocas de reproducción no coinciden, y aislamiento de habitat, unos viven en la copa de los árboles y otros en el suelo, por ejemplo).
- b) Las parejas potenciales se encuentran pero no copulan. (Este tipo de aislamiento es de comportamiento -etológico- y la cópula no se produce porque normalmente el cortejo prenupcial es diferente según las especies).
- c) La copulación se intenta pero no se produce transferencia de esperma (aislamiento mecánico).

2º) Mecanismos que reducen el éxito de los cruzamientos entre especies (POSCOPULATORIOS).

- a) Se produce transferencia de esperma pero el huevo no se fecunda (mortalidad de los gametos)
- b) El huevo se fecunda pero muere una vez fecundado (mortalidad del huevo fecundado o cigoto)
- c) El cigoto produce un híbrido de viabilidad reducida (inviabilidad del híbrido).
- d) El híbrido es viable pero parcial o totalmente estéril, o produce descendientes deficientes (esterilidad de los híbridos).



Como vemos, existe una gradación de mecanismos que incluyen desde comportamientos diferentes hasta híbridos estériles. Esto no significa que una especie dada tenga todos los mecanismos, ya que puede haber alcanzado sólo algunos. De todos modos la presencia de alguno de ellos asegura el aislamiento de la especie. Por eso en muchos casos para diferenciar dos especies no bastan las experiencias de laboratorio. Supongamos dos especies de aspecto semejante, simpátridas. En la naturaleza no se cruzan nunca porque su aislamiento es estacional, la época de reproducción de ambas no es la misma durante el año. Llevadas a las condiciones artificiales de laboratorio ambas especies pueden tener cruzamientos recíprocos y dar descendencia viable y fértil. ¿Qué criterio se aplica en este caso? Evidentemente se trata de dos especies distintas ya que en condiciones naturales están aisladas reproductivamente, sólo que no han adquirido todos los mecanismos posibles de aislamiento.

### El concepto de especie en Paleontología

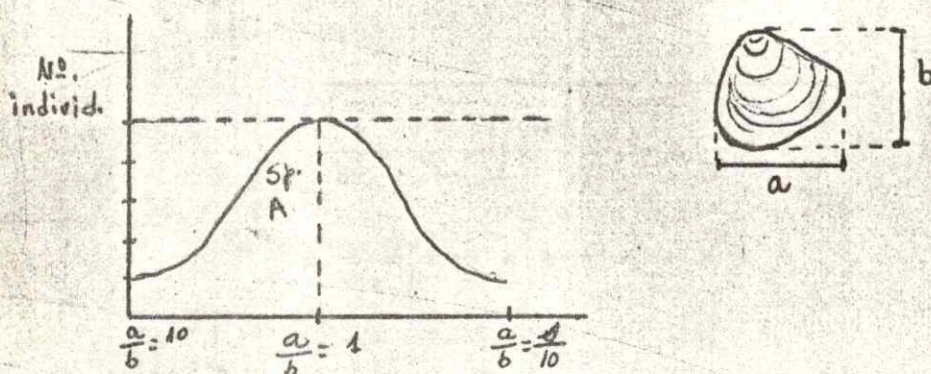
El criterio que seguimos anteriormente para definir especies es puramente biológico. Obviamente no puede ser aplicado a los fósiles. En este caso, y dando por supuesto que los individuos pertenecientes a una misma especie tienen caracteres semejantes, la única posibilidad es aplicar el criterio morfológico. Se habla entonces de morfoespecies. Desde luego, todas las especies en paleontología son morfoespecies.

La aplicación del criterio morfológico a los fósiles no es tan simple como parece a primera vista. Supongamos una colección de numerosos ejemplares de bivalvos obtenidos del mismo nivel estratigráfico. Todos son muy semejantes pero varían ampliamente en tamaño, desde 0.5 cm. hasta 3 cm. ¿Pertenecen a dos especies muy parecidas, una enana y otra gigante? ¿O se trata de una única especie con gran variación de tamaño? Durante mucho tiempo (y aún hoy) la respuesta a las dos preguntas quedaba a criterio del investigador. Pero

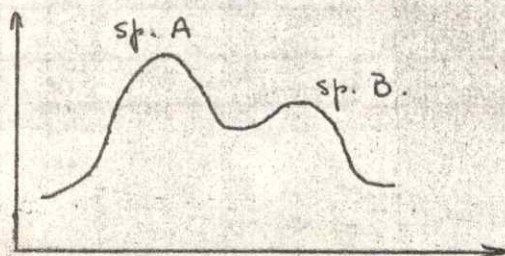


actualmente es cada vez más frecuente la aplicación de métodos estadísticos para resolver el problema.

Un método sencillo es tomar dos medidas, por ejemplo ancho máximo y largo máximo de cada conchilla y establecer entre ambas una relación para trasladar los resultados a un sistema de coordenadas. En toda población la mayoría de los individuos presenta características intermedias, mientras que un pequeño porcentaje tiene caracteres extremos. De este modo, en el sistema de coordenadas aparecerá una curva (curva normal de distribución de frecuencias) cuyo máximo estará dado por la mayoría de los individuos en los cuales la relación tomada tiene un valor determinado y cuyos extremos estarán representados por un mínimo porcentaje de individuos donde los valores de la relación estén sumamente desplazados.

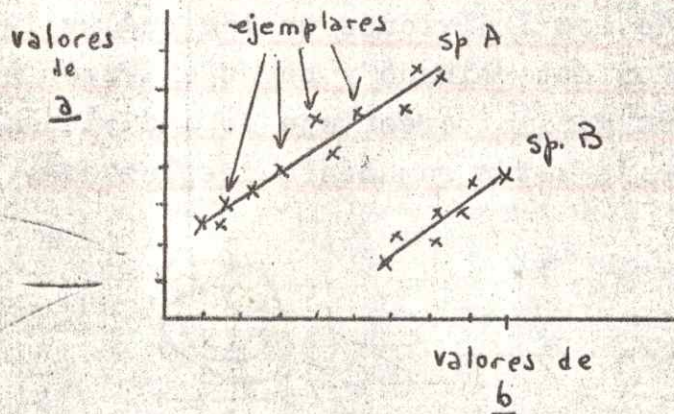


Si todos los ejemplares pueden ser incluidos en la misma curva significa que la proporción entre su ancho máximo y su largo máximo se mantiene, cualquiera sea su tamaño, y, en consecuencia, pueden ser incluidos en la misma especie. Pero si la relación de las medidas no encuentra sitio en la curva hecha, y algunos ejemplares deben ser agrupados en otra, se considerará que este último grupo debe ser incluido en una especie aparte.





Otro método es tomar dos caracteres y llevarlos a un sistema de coordenadas, ubicando los valores de uno sobre la absisa y otro sobre la ordenada, para cada ejemplar. Se obtendrán una serie de puntos que podrán ser agrupados alrededor de un segmento de recta. Todos los ejemplares cuyas medidas permitan ubicarlos en la vecindad inmediata y a lo largo del segmento de recta trazado pueden considerarse como pertenecientes a la misma especie, mientras que los que resulten desplazados (y ubicados en otro segmento de recta) pertenecerán a una especie diferente.



\* \* \* \* \*

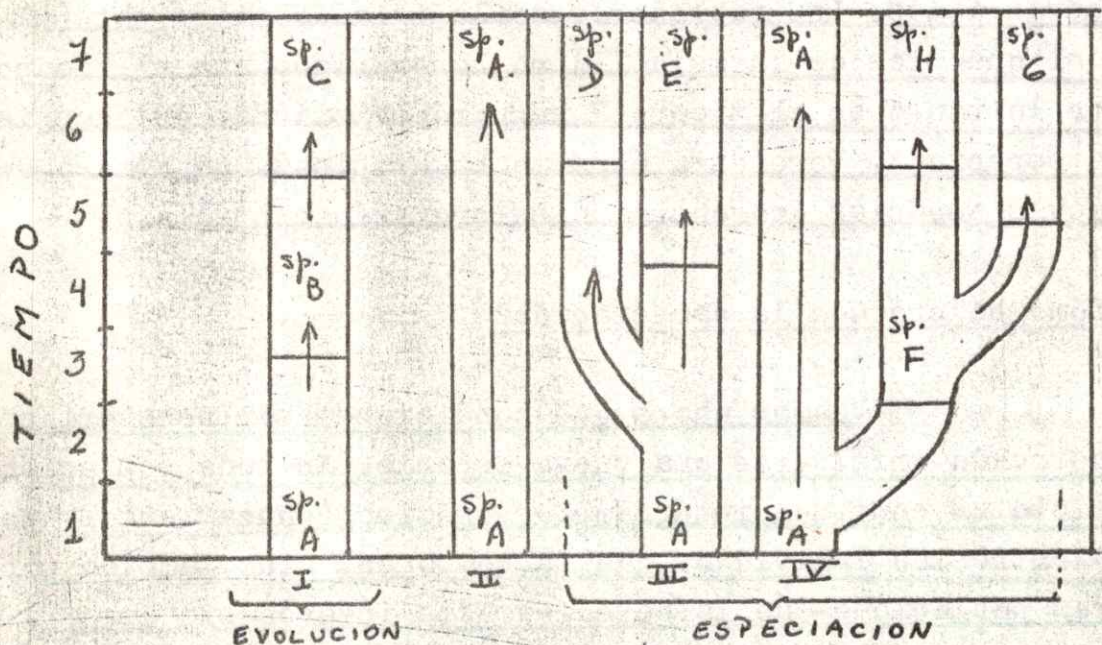
### EVOLUCION DE LAS ESPECIES Y ESPECIACION

¿Cómo se han originado las numerosas especies que conocemos? ¿Cuáles son los mecanismos que permiten que se formen nuevas especies?

Ante todo, debemos distinguir entre evolución de especies y especiación. En el primer caso, una especie cambia durante un lapso de tiempo determinado de tal manera que al final de ese período tiene caracteres distintos que al comienzo y puede considerarse como una especie distinta. En este caso no hay aumento del número de especies.



La especiación es un proceso que permite la aparición de varias especies nuevas a partir de una preexistente. Por este mecanismo una especie puede ser sincrónica con la especie que le dio origen.



El cuadro anterior es útil para ejemplificar lo que decimos. Supongamos que I, II, III y IV simbolizan islas que en un tiempo dado (1) tienen poblaciones de la especie A. La isla I está bastante alejada de las otras por lo que no tiene con ellas intercambio faunístico. Con el correr del tiempo, la población de la especie A que habitaba en la isla I cambia progresivamente (evoluciona), de tal modo que a fines del tiempo 3 se ha transformado en otra especie, B, y al comenzar 6, B se ha transformado en la nueva especie C. Al finalizar el tiempo 7, en la isla I encontraremos una sola especie, la C.

Veamos ahora lo que ocurre en las islas III y IV. Supongamos que estas islas pertenecen a un archipiélago formado por pequeñas islas, próximas entre sí. En un momen-



te dado, circunstancialmente, un grupo de individuos de una población de la especie A que habitaba la isla III invade un islote vecino y queda allí aislado de la población original. Al cabo de un tiempo el grupo escindido de la población de III ha originado una nueva especie, la especie D. Lo mismo puede ocurrir con la isla IV, por migraciones sucesivas a nuevas islas. Los pobladores de la isla IV principal (al igual que los de la isla II) no han variado con el tiempo y por lo tanto en el tiempo 7 seguirá existiendo en esas islas la especie A. Pero esta especie ha originado un número de nuevas especies que ahora no se cruzarán con ella.

¿Cómo se produce la especiación?

Veamos ahora qué condiciones son necesarias para que pueda originarse una nueva especie. En toda población existe un continuo intercambio genético (cruzamientos) no sólo entre los individuos que la componen, sino también con otras poblaciones de la especie. Este intercambio asegura la continuidad de las poblaciones de la especie y permite que los genes de una población se difundan a toda la especie. Es por ello que en el seno de una especie no puede originarse una distinta, ya que cualquier variación en un individuo será rápidamente "promediada" por los entrecruzamientos dentro de la especie.

Las cosas son muy distintas en una población reducida y aislada. Supongamos que de una población un grupo pequeño de individuos migra a una zona vecina y, por diversas circunstancias queda aislado. El reducido grupo (que puede estar formado sólo por una hembra preñada) se llama "insula geográfica" y en la mayoría de los casos está condegado a una extinción más o menos rápida. Pero en algunos casos el grupo sobrevive y entonces, el número reducido de individuos posibilita que se produzcan los procesos que llevan a la especiación. Así, pequeños cambios ambientales producirán



desvíos notables en la frecuencia de los alelos (recuérdese la ley de Hardy-Weinberg vista en la página 26). Además es probable que el grupo invada un nuevo nicho ecológico, hasta entonces vacío. Al cabo de un tiempo se habrá alcanzado un nuevo equilibrio genotípico, adaptado a un nuevo nicho ecológico. La nueva combinación genotípica trae como consecuencia la adquisición de mecanismos de aislamiento reproductivo para proteger el nuevo equilibrio genético frente a otros conjuntos de genes. Si entonces se rompe la barrera geográfica que separaba a la población inicial de la insula y ambas se hacen simpátricas no habrá cruzamientos entre ellas. La insula es ahora una nueva especie que puede coexistir con la especie original.

El aislamiento geográfico es la condición esencial para la formación de una nueva especie, pero es una circunstancia extrínseca a los individuos. Es, además, reversible, ya que aunque permite acumular diferencias, puede romperse en cualquier momento. En este caso, si la insula no ha adquirido el aislamiento reproductivo volverá a fusionarse con la población inicial. Por eso se dice que el aislamiento reproductivo es una condición intrínseca e irreversible. Y, en síntesis, la especiación no es más que la adquisición de los mecanismos que producen el aislamiento reproductivo.

\* \* \* \* \*

### EVOLUCION TRANSESPECIFICA

Hasta ahora hemos hablado de la evolución a nivel de especie. ¿Qué sucede con las categorías superiores? ¿Cómo se originan?

Existe una corriente de autores que hablan de "microevolución" y "macroevolución", y dan a entender que existen dos modos de evolución, una (microevolución) a ni-



vel de especie y otra (macroevolución) para las categorías superiores. Desde este punto de vista debería formarse primero una clase que luego se diversificaría en un número determinado de órdenes; éstos, a su vez se diversificarían en familias, etc. Pero si tenemos en cuenta que las categorías sistemáticas son subdivisiones creadas por el hombre para simplificar el estudio, donde se agrupan una serie de formas emparentadas y que la única separación natural entre los individuos se da a nivel de especie, se comprende que, en realidad toda categoría superior (del nivel de género hasta phylum) se debe haber originado como ínsula geográfica de la población de una especie. Así, la diferenciación entre micro y macroevolución pierde sentido. En efecto, existe sólo la evolución, que es de un solo tipo.

Volvamos al ejemplo de la página 33. A partir de la especie A se han originado varias nuevas especies que pueblan el archipiélago. Además de A son: C, D, E, H y G. Como todas ellas tienen un origen común (la especie A) podemos agruparlas en un género al que llamaremos X. Supongamos que en otro conjunto de islas pasa algo similar a partir de la misma especie A. Se obtendrá una serie de especies que, por condiciones ambientales algo diferentes a las del archipiélago primero serán algo más divergentes y podremos agruparlas en otro género, Y. Los géneros X e Y están emparentados y por lo tanto pueden ser agrupados en una misma familia. A medida que las especies nuevas evolucionan a su vez y producen nuevas especies se obtiene una gama de formas que difieren más o menos entre sí, lo que permite agruparlas en categorías cada vez mayores. El camino que seguimos ahora es justamente a la inversa del que propone el concepto de macroevolución: no partimos de un orden para llegar a un género, sino que partimos de una especie y llegamos a phylum.

Conviene tener claro, entonces, que no caben las distinciones entre "microevolución" y "macroevolución" sino que hay que comprender bien el proceso de especiación para comprender cómo se forman las categorías superiores.



### Preadaptación

Hemos hablado de caracteres preadaptativos. Para que una insula tenga probabilidades de éxito al intentar la conquista de una nueva forma de vida debe estar preadaptada. El grado de preadaptación requerido está en función de la nueva adaptación. Pequeños cambios con respecto a las condiciones de la especie original necesitan pocos caracteres preadaptativos, mientras que, por el contrario, grandes cambios requieren caracteres preadaptativos importantes. Es el caso de la invasión de la tierra por organismos que hasta entonces habían sido acuáticos. El cambio de la vida acuática a la terrestre necesitó una serie de caracteres (respiración aérea, protección contra la pérdida de agua, locomoción para desplazarse en tierra, etc.) sin los cuales no se hubiera producido la invasión de las zonas positivas (de hecho hay comparativamente pocos grupos esencialmente terrestres en relación con los acuáticos).

La preadaptación no significa que el organismo tenga presente estructuras inútiles, que hasta el momento del aislamiento no le servían en absoluto. Generalmente hay estructuras que pueden realizar una nueva función sin que se altere su función original. Este es el caso de la vejiga natatoria de los peces, cuya función original era la de actuar como órgano hidrostático y que actúa como pulmón en ciertos peces que viven en zonas sometidas a desecciones periódicas. De peces de este tipo se originaron los primeros vertebrados terrestres.

A veces una estructura nueva está presente incidentalmente por el efecto pleiotrópico de los genes, como es el caso de la resistencia al envenenamiento por plomo en Lymantria monacha (ver pág.23).



A veces se producen transformaciones del plan existente por intensificación de una función. Es el caso del pie de cinco dedos de los ungulados primitivos que, para perfeccionar la carrera, llega a ser de un solo dedo en el caballo.

Los cambios que permiten que un grupo de organismos sea ubicado en una categoría superior no se alcanzan todos al mismo tiempo ni con la misma velocidad. Durante el desplazamiento a una nueva adaptación una estructura determinada suele encontrarse sometida a una presión de selección muy fuerte y evoluciona más rápido que otras. Demos un ejemplo: las aves se originaron de los reptiles; las primeras aves conocidas (del Jurásico) tienen numerosos caracteres anatómicos semejantes a los de los reptiles que les dieron origen pero ya tienen un ala funcional. Evidentemente, requerido por un tipo de vida óptimo (el vuelo), el ala evolucionó mucho más rápidamente que el resto del esqueleto. Por eso se habla de "evolución en mosaico". Esto significa que en un organismo encontraremos caracteres más evolucionados y caracteres primitivos. Los caracteres más evolucionados son aquellos que tienen la mayor importancia para lograr un nuevo tipo de adaptación.

### Radiación evolutiva y convergencia adaptativa

Los organismos siempre tienden a expandirse a áreas vecinas, en busca de nuevos sitios de ambientes favorables. Por eso es común la formación de islas geográficas. Si las condiciones ambientales son favorables una especie puede originar varias nuevas especies, que a su vez darán lugar a la aparición de otras. Dijimos (pág.35) que la nueva especie tenía una combinación genotípica equilibrada para responder con éxito a un nuevo tipo de vida. Esto trae como consecuencia la transformación de algunos caracteres con respecto a la



especie original. Con el tiempo, y a través de numerosos procesos de especiación, se podrá observar que, si bien las formas más jóvenes tienen un antecesor común, difieren notablemente unas de otras. La especie original en expansión (y sus descendientes) en condiciones favorables, ha intentado invadir todos los ambientes posibles y, en consecuencia se han originado especies cuya morfología está de acuerdo con el papel que le toca cumplir dentro del nuevo ambiente. Los reptiles, por ejemplo, a partir del Triásico y durante todo el Mesozoico dieron origen a una serie de formas adaptadas a todos los ambientes posibles: terrestres, acuáticas, voladoras. En consecuencia, los reptiles marinos del mesozoico tenían una apariencia muy diferente a los reptiles voladores o a los terrestres. A este proceso por el cual un grupo se diversifica en el tiempo dando origen a formas adaptativamente distintas pero filogenéticamente emparentadas se lo llama radiación evolutiva.

La convergencia adaptativa sería el fenómeno inverso. Se habla de convergencia adaptativa cuando dos formas no emparentadas tienen aspectos semejantes, debido a un tipo de vida similar. En buen ejemplo sería, entre otros, el que ofrecen los ictiosaurios, los tiburones y los delfines. Los ictiosaurios son un grupo de reptiles extinguidos (Mesozoicos) adaptados a la vida marina. Como eran buenos nadadores tenían las proporciones y forma que, desde el punto de vista hidrodinámico, son más óptimas: es decir, tenían aspecto de tiburón. Lo mismo sucede con los delfines actuales. Tanto tiburones como delfines e ictiosaurios no están relacionados filogenéticamente entre sí (no tienen un antecesor común) pero se parecen superficialmente porque se han adaptado a una misma forma de vida.