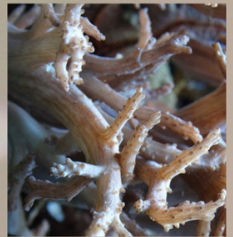


Evolución orgánica

ARTURO BECERRA
AMÉRICA CASTAÑEDA
DANIEL PIÑERO
(coordinadores)



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

EVOLUCIÓN ORGÁNICA

Coordinadores:
Arturo Becerra Bracho
América Castañeda Sortibrán
Daniel Piñero Dalmau



Evolución orgánica

Junio 2015

© D.R. 2015. Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Ciudad Universitaria. Delegación Coyoacán.

C.P. 04510. México, Distrito Federal

editoriales@ciencias.unam.mx

ISBN: 978-607-02-6738-3 (versión electrónica)

Proyecto PAPIME: PE-206010

Diseño de portada: Víctor Hugo Garrido

Fotografías de la portada: Emiliano Zarco y Patricia Magaña.

Diseño y Formación: ARMultimedios Soluciones Integrales de Publicidad y

Difusión www.armultimedios.com

Hecho en México

INTRODUCCIÓN

En su respuesta a los Señores Diputados y Síndico de la Facultad de Teología de París.

Georges Luis Leclerc, conde de Buffon, dice:

Declaro I. “Que no ha sido ánimo contradecir ni oponerme al texto de la Sagrada Escritura, pues creo firmísimamente cuanto en ella se refiere relativo a la Creación, ya sea en cuanto al orden de los tiempos, o ya en lo concerniente a la circunstancia y que todo el contexto de mi obra sobre la formación de la tierra y en general cuanto puede ser contrario a la narración de Moisés, lo abandono, no habiendo presentado mi hipótesis sobre la formación de los planetas sino como mera suposición filosófica.”

Tomado de la respuesta del Sr. Buffon a los Señores Diputados y Síndico de la Facultad de Teología de París (Leclerc, 1841).

Buffon(1707-1788) tuvo que hacer diez afirmaciones como ésta, referidas todas a las dudas y preocupaciones expresadas por ese cuerpo colegiado; además tuvo que asegurar que estas se publicarían dentro de la parte introductoria de su libro “Historia Natural” (Leclerc. 1785).

Más adelante, al inicio de esta obra, define a la “Historia Natural” como “..una historia inmensa, que abraza cuantos objetos nos presenta el Universo. En la multitud prodigiosa de cuadrúpedos, aves, peces, insectos, plantas, minerales, etc. encuentra la curiosidad del entendimiento humano un vasto espectáculo, cuyo conjunto es de tal magnitud que, si se quiere individualizar, parece y es efectivamente inagotable”.

Buffon, como encargado del Real Gabinete del Rey en Francia inició con estos hechos el concepto de que la biodiversidad es un bien tan preciado e importante que era propiedad exclusiva de su Majestad serenísima. En este contexto, Buffon podría considerarse el primer ecólogo evolutivo por vocación, aunque la palabra ecología no sería la inventada por Haeckel ni el concepto de evolución cristalizado por Darwin hasta aproximadamente 100 años después. Esta concepción de la Historia Natural como el estudio que abraza a cuantos objetos nos presenta el universo incluye tanto a la astronomía, como a la

geología, la geografía, la biodiversidad y la ecología, así como los principios de la física y la matemática. Buffon, como sabemos, se quedó en un intento (aún así impresionante, ya que publicó un extensísima obra científica) por describir todos los objetos y, sobre todo, tratar de inferir su historia dividiéndola en seis diferentes etapas. Por ello, también inició, formalmente, una visión histórica de la biodiversidad y los ecosistemas que posteriormente ha hecho de la biología una hermana de la geología y de la astronomía. Es curioso, por otro lado, cómo el poder político controlaba las publicaciones de la época, al grado que, para poder publicar su obra, Buffon tuvo que renunciar a todas las implicaciones que contradijesen a las sagradas escrituras. Aún actualmente se presenta, esta forma de actuar de los científicos, condicionada por las actividades de los políticos: la asignación presupuestal, la determinación del nivel de una beca, los salarios y los estímulos asociados, el equipamiento y la infraestructura asociada a la generación del conocimiento. Todas estas áreas presupuestales están ligadas a la utilidad del conocimiento que se genera, expresado en el porcentaje del producto interno bruto que se incrementa por las actividades de investigación.

Buffon vivió la misma agonía que vivimos los académicos tratando de asegurar el futuro económico. Las preguntas son: ¿hubiera sido más productivo con una vida económica absolutamente asegurada?, ¿en una sociedad sin evaluación y sin crítica sería mejor la ciencia?, ¿qué mueve a los investigadores que hacen contribuciones importantes?

La teoría de la evolución es sin duda la columna vertebral de la biología y los descubrimientos que se han hecho han impactado la concepción que tenemos de la forma en la que los procesos de la evolución operan. Es por ello que la enseñanza de esta teoría debe ser el eje central de cualquier carrera biológica. Hemos agrupado a evolucionistas de diversas ramas del conocimiento biológico para conformar un libro de texto que está dirigido a los estudiantes de licenciatura y de posgrado que tengan interés en conocer las bases de la teoría de la evolución. La única sugerencia que hicimos a los autores fue que, en lo posible, pusieran ejemplos de especies mexicanas. Creemos que la obra cumplirá el objetivo doble de enseñar evolución y de hacerlo con ejemplos más cercanos.

Desde su implementación como asignatura obligatoria en el plan de estudios de 1996 en la carrera de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, la asignatura "Evolución I" ha encontrado obstáculos que complican la enseñanza de la misma, sobre todo la amplia diversidad y amplitud de los temas; por lo que nos dimos a la tarea de invitar a un grupo de expertos en las diferentes ramas de la materia con la

finalidad de crear un libro de texto plural y diverso sobre la evolución orgánica. En este libro han participado más de cuarenta profesores de varias instituciones nacionales y extranjeras que han desarrollado dieciséis temas centrales de la asignatura.

La idea de este libro es que esté disponible en línea y exista un sitio asociado al mismo que genere la discusión e implementación de nuevos temas, de tal forma que los estudiantes de nuestra facultad o de cualquier parte del mundo tengan acceso a este texto y que las modificaciones y adiciones a las nuevas ediciones sean expeditas.

Consideramos que el libro será útil tanto en la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México , como en otros centros docentes en donde se estudie la “Evolución orgánica”.

Agradecemos a los autores el esfuerzo de haber llevado a cabo esta obra, así como el de haber plasmado sus experiencias y conocimientos para desarrollar la docencia en biología evolutiva.

Esta obra se hizo con apoyo del Programa de Apoyo a Proyectos para la Innovación y el Mejoramiento de la Enseñanza (**PAPIME**) de la Dirección General de Apoyo al Personal Académico (DGAPA) a través del proyecto **PE206010**.

1. Leclerc G.L. Conde de Buffon, 1841. Obras completas de Buffon, Tomo I, Discursos preliminares. Barcelona
2. Leclerc G.L. Conde de Buffon, 1785. Historia Natural General y Particular. Tomo I, Madrid, Viuda de Joaquin Ibarra.

Los coordinadores

CONTENIDO

Variación genética. Equilibrio Hardy-Weinberg y mutación

Ivanna H. Tomasco y Enrique P. Lessa

Variación geográfica. Filogeografía

Ella Vázquez-Domínguez, Tania Garrido-Garduño, Tania A. Gutiérrez-García y Marco Suárez-Atilano

Diferenciación, flujo génico y estructura genética de las poblaciones, con énfasis en especies de plantas mexicana

Luis E. Eguiarte, Erika Aguirre-Planter, Enrique Scheinvar, Andrea González González y Valeria Souza

La selección natural, el motor de la evolución

Paula Sosenski, Rubén Pérez-Ishiwara y César A. Domínguez

Conceptos de especie

Susana Valencia Avalos y Octavio R. Rojas-Soto

Modelos de especiación

Enrique Arbelaéz-Cortés, Luis A. Sánchez-González, Susana Valencia Avalos, Adolfo G. Navarro-Sigüenza

Las escuelas de clasificación biológica y sus vínculos con la historia evolutiva

Layla Michán y Jorge Llorente

Adaptación

Mark E. Olson y Julieta A. Rosell

La teoría del equilibrio puntuado

Vladimir Cachón Guillén

La extinción no sólo es tema del presente

Marisol Montellano

Evolución de la morfología: tasas, tendencias y patrones

Francisco Sour Tovar y Sara Alicia Quiroz Barroso

Evolución biológica y desarrollo

Álvaro Chaos

Simbiosis celular y simbiogénesis como factores evolutivos de la especiación

Ulises Iturbe

Evolución del comportamiento

Constantino Macías García y Alejandra Valero

La búsqueda de adaptaciones en la naturaleza: el método comparativo en ecología

Carlos Martorell

Coevolución

Etzel Garrido, Diego Carmona, Guadalupe Andraca-Gómez, Johnattan Hernández-Cumplido, Carlos E. Bustos-Segura y Juan Fornoni

VARIACIÓN GENÉTICA. EQUILIBRIO HARDY-WEINBERG Y MUTACIÓN

Ivanna H. Tomasco y Enrique P. Lessa¹

Variación genética

La variabilidad genética se refiere a la variación en el material genético de una población o especie. Parte de la variación fenotípica² y todos los cambios evolutivos que ocurren en las poblaciones se pueden atribuir a cambios en enzimas, proteínas o genes reguladores, y por tanto a los cambios en las secuencias de DNA que los codifican. Asimismo, la variación fenotípica que presentan las poblaciones naturales es limitada si la comparamos con la variación genética, que además incluye variantes silenciosas que no tienen un correlato fenotípico³. La variación genética incluye todas las variantes de los genomas nuclear y de los organelos citoplasmáticos como la mitocondria y el cloroplasto. Esta es la materia prima de la evolución, tanto si es guiada por selección natural o por deriva genética. Una población uniforme en su composición genética no cambia a lo largo del tiempo, y por ende, estrictamente no evoluciona.

Las mutaciones (o alteraciones genéticas) serán motivo de una sección posterior. Por el momento, y sólo para convencernos de la inevitable presencia de variación genética, consideremos el genoma humano⁴. Su complemento haploide tiene unos tres mil quinientos millones ($3,5 \times 10^9$) de pares de bases. ¿Es posible que aparezca alguna mutación nueva en un individuo cualquiera o, por el contrario, cabe esperar que rara vez cambie alguno de esos pares de bases en el DNA? Existen tipos muy diferentes de mutaciones, y sus frecuencias también varían. Una estimación conservadora es que la probabilidad de que ocurra un cambio de un nucleótido a otro cualquiera es de uno en un millón (un mutante cada 10^6 pares de bases), o 10^{-6} . Por lo tanto, esperamos que cada nuevo genoma (siempre en su versión haploide) exhiba unas 3.500 nuevas mutaciones ($3,5 \times 10^9 \times 10^{-6} = 3,5 \times 10^3$).

Esta es una expectativa de carácter probabilístico, no determinista. Cada par de bases tiene una cierta probabilidad de mutar, y un conteo de grandes

números (por ejemplo, un recuento en todo el genoma) debería resultar en un número razonablemente parecido a esta expectativa estadística. Estas mutaciones nuevas son difíciles de encontrar. En promedio, deberíamos secuenciar un millón de pares de bases para encontrar una nueva mutación. En otras palabras, las mutaciones nuevas son muy numerosas, pero están repartidas en un genoma muy grande. Otra forma de visualizar este resultado es pensar que, si estudiásemos un único par de bases por individuo, encontraríamos en promedio una nueva variante, inexistente en la generación precedente, por cada millón de seres humanos examinados.

Esta breve e informal introducción nos indica, en suma, que en cada generación surgen numerosas nuevas variantes genéticas por mutación. Ingenuamente, podríamos suponer que ello implica que la diversidad genética de una población aumentará, gradual pero inexorablemente, generación tras generación. Con igual simplismo cabría pensar que la variación en un sitio, gen, o región cualquiera del genoma refleja sencillamente la tasa de mutación correspondiente. Pero el destino de las mutaciones involucra otros procesos, por lo que las dos inferencias recién mencionadas son erróneas. La selección natural, por ejemplo, puede favorecer una nueva variante o, por el contrario, actuar en su contra. Normalmente una mutación nueva estará inicialmente representada por una única copia. Si el individuo que la porta no la transmite al menos a un descendiente, esa variante desaparecerá tan rápido como apareció, simplemente por azar. Estos y otros posibles destinos de la variación genética provista por las mutaciones son motivo de estudio de la genética de poblaciones.

Cuando una variante genética (llamémosle alelo) permanece en la población antes de perderse o fijarse (convertirse en la única, con frecuencia 1), nos encontramos frente a un polimorfismo genético. Al gen que presenta esta variación se le denomina como locus polimórfico; de lo contrario, esta región sería un locus monomórfico. Por otro lado, las variantes genéticas que permiten diferenciar especies son aquellas que se han fijado en una u otra especie y se denominan sustituciones. Es decir, los polimorfismos pertenecen a la variación genética intraespecífica y las sustituciones a la interespecífica; pero es posible también que dos o más especies compartan polimorfismos. El estudio de ambos componentes de la variación genética y la comparación entre ellas permiten comprender los mecanismos de evolución.

Estudio de la variación genética

El estudio de la variación genética ha revolucionado la biología en todo sentido. La biología molecular ha potenciado la genética clásica, y ha permeado en

forma transversal diferentes disciplinas, como la biología vegetal, la microbiología, la zoología, la paleontología, la ecología y la sistemática, entre otras. Sus aportes han permitido, por ejemplo, conocer mejor la diversidad biológica, fundamentalmente ampliando la capacidad de estudio de los microorganismos; evidenciar mecanismos evolutivos, como la deriva genética y otros que operan a nivel de genomas; generar relojes moleculares para la calibración de tiempos de divergencia entre especies. El estudio de la variación genética es una herramienta poderosa que permite abordar temas evolutivos, como las relaciones filogenéticas entre las especies, la historia evolutiva de las poblaciones, y el peso relativo de los diferentes procesos evolutivos, con mayor claridad y precisión.

La detección de la variación genética en las poblaciones naturales ha avanzado enormemente desde 1960 a la fecha. Esta revolución ha sido propiciada por los avances ocurridos en la biología molecular, en particular el desarrollo de la técnica de PCR⁵, así como en la informática, con el desarrollo de procesadores cada vez más potentes que permiten la aplicación de programas con modelos matemáticos complejos para su análisis. Antes de que esto sucediera, las diferentes variantes genéticas podían inferirse a partir de los distintos fenotipos que codificaban (al estilo Medel), que se suponía tenían su correlato genético, pero la base genética de los mismos era desconocida. No fue hasta 1966 que se pudieron detectar de modo sistemático variantes proteicas mediante electroforesis⁶. Más recientemente, la secuenciación de DNA (precedida por métodos indirectos, como el estudio de fragmentos de restricción) contribuyó a evidenciar la variación genética en las poblaciones; pero estas técnicas de secuenciación utilizadas hasta mediados de los años noventa, resultaban bastante tediosas. Actualmente la secuenciación de DNA es mucho más sencilla y menos costosa, y es posible secuenciar genomas completos con mediano automatismo y en poco tiempo. Asimismo, hay alternativas a la secuenciación que nos permiten detectar variación genética. Describiremos brevemente algunas formas utilizadas para conocerlas y más adelante veremos algunos ejemplos del uso de cada una de ellas.

- **Alozimas.** Las alozimas son formas alternativas de una enzima, codificadas por diferentes alelos de un mismo locus genético. Durante los años 70 y 80 su uso como marcadores genéticos fue muy común, y debido a su bajo costo, seguridad y fácil manejo aún se utilizan aunque cada vez menos. Una vez liberadas las proteínas en cuestión, se pueden identificar las diferentes alozimas mediante electroforesis o en un gradiente isoeléctrico. En una electroforesis las diferentes

alozimas son separadas por su diferente velocidad electroforética, debido al tamaño, carga neta o estructura. Del otro modo se crea un gradiente de puntos isoeléctricos en una solución neutralizante encima de una membrana. Cada alozima variante se acumulará en la posición de su punto isoeléctrico (posición en donde la proteína no tiene carga eléctrica neta). Una vez que las enzimas han sido separadas se hacen visibles al usar tinciones específicas que cambiarán de color en presencia de éstas.

- **Análisis de un locus por secuenciación.** Después de su amplificación por medio de la reacción de PCR, es posible determinar el orden de los nucleótidos de cualquier fragmento de DNA, lo cual se conoce como secuenciación, que es el modo más completo de analizar la variación genética. Hasta hace algunos años, los costos y dificultades asociadas a esta técnica limitaban su uso, pero la situación es completamente diferente en la actualidad. La elevada demanda de secuenciación de bajo costo ha dado lugar a las distintas tecnologías de secuenciación de alto rendimiento, como la pirosecuenciación, la secuenciación por ligación y la secuenciación de genomas completos que se utiliza con frecuencia.
- **Microsatélites o SSRs (Simple Sequence Repeat).** En la década de 1990 se popularizó el uso de un conjunto de loci llamados microsatélites. Estos loci se encuentran ampliamente distribuidos en el genoma nuclear y presentan un motivo sencillo de 2 a 4 pb. que se repite en tandem (ej.: ATATATATA....AT; se representa como (AT) n). Los diferentes alelos difieren en la cantidad de repeticiones, por ende en tamaño, y es posible discriminarlos en una electroforesis sencilla. Asimismo, son muy variables porque generalmente se ubican en zonas no codificantes (aunque hay excepciones) y porque su propia estructura favorece los errores de replicación. Estas dos características permiten su utilización frecuente en genética de poblaciones y son de amplio uso en análisis de parentesco. La gran dispersión y los numerosos loci disponibles facilitan además los análisis de ligamiento.
- **ISSR (Inter-Simple Sequence Repeat).** Son marcadores hipervariables del genoma nuclear, generados mediante una amplificación por PCR con oligonucleótidos² diseñados sobre microsatélites, en los cuales se incluye una porción al azar y pueden incluir bases redundantes (e.g. RY), lo que posibilita que un motivo de microsatélite común pueda producir un patrón de bandeo único. Las regiones amplificadas

representan secuencias nucleotídicas entre dos SSR. La premisa es que como los SSRs están distribuidos homogéneamente en el genoma, y la posibilidad de amplificación entre dos regiones adyacentes dentro de los límites de procesividad de la *Taq* polimerasa es suficientemente alta, se generará un gran número de fragmentos los cuales son interpretados como marcadores codominantes y registrados como dialélicos, como “presencia” o “ausencia” de la banda. La ausencia de banda es interpretada como divergencia del oligonucleótido o pérdida del locus debida a delección del SSR o rearreglo cromosómico.

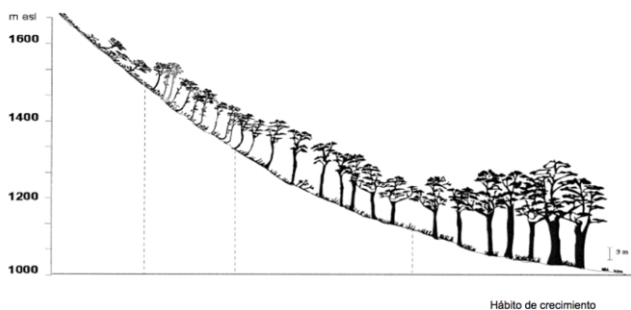
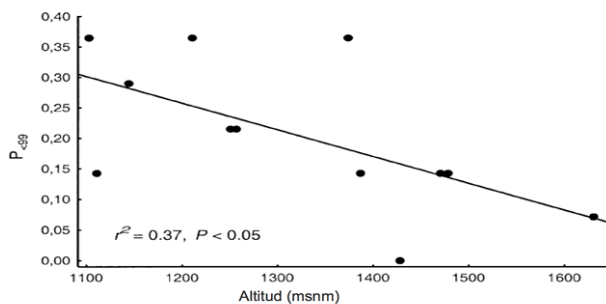
- **AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism).** En este caso se usan enzimas de restricción para digerir el DNA genómico, y a los fragmentos resultantes se les ligan “adaptadores” a los extremos. Un subconjunto de estos fragmentos de restricción es entonces seleccionado para ser amplificado, lo que se logra gracias al uso de oligonucleótidos complementarios a la secuencia del adaptador, el sitio de restricción y unos pocos nucleótidos dentro del fragmento de restricción. Los fragmentos así amplificados son discriminados por tamaño mediante electroforesis. Esta técnica tiene la capacidad de detectar varios polimorfismos en diferentes regiones del genoma simultáneamente, es altamente sensible y reproducible. Es por ello que ha sido ampliamente utilizada en la identificación de variantes genéticas de especies cercanamente emparentadas, así como en pruebas de paternidad y en estudios de ligamiento que generen mapas para la investigación de genética cuantitativa.
- **RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA).** Esta técnica consiste en una reacción general de PCR en donde se amplifican fragmentos al azar que luego se separan por tamaño y visualizados mediante una electroforesis. Para ello se crean, de manera arbitraria, oligonucleótidos cortos (de 8 a 12 pb) y se realiza un PCR usando DNA genómico como molde. El resultado es la amplificación de varios fragmentos de DNA, de diferentes largos, en una combinación particular. No hay, por lo tanto, información sobre los genes amplificados ni su ubicación, lo cual hizo de este método una forma popular de comparación entre DNAs provenientes de organismos no modelo; sin embargo, se cuestiona la reproducibilidad de la técnica y presenta dificultades en caso de partir de muestras de DNA parcialmente degradadas, por lo que ha entrado en desuso en los últimos años.

- **SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms).** Son polimorfismos de un solo nucleótido, una mutación puntual en una secuencia del genoma, codificante o no, que se presenta en al menos un 1% de la población. Los SNPs están ganando cada vez más importancia en la investigación biomédica y en la genética de poblaciones, debido a que no cambian mucho de una generación a otra y es sencillo seguir su evolución. Después de que se conoce la presencia de ciertos SNPs en las poblaciones, éstos se pueden detectar directamente mediante secuenciación u otras técnicas alternativas, como RFLP (del inglés *Restriction Fragment Length Polymorphism*, polimorfismo en la longitud de fragmentos de restricción). Si un alelo del SNP genera un punto de reconocimiento para una enzima de restricción mientras que otro no, la digestión de los dos alelos genera fragmentos de diferente longitud que son discriminados por electroforesis. Más recientemente, a partir de la información surgida de los proyectos genómicos, se ha desarrollado una forma muy eficiente de asociar los SNPs con el fenotipo llamado GWAS (Genome-Wide Association Study, estudio de asociación a lo ancho del genoma), en donde cientos de miles o millones de SNPs son indagados por muestra detectados mediante sondas específicas (microarreglos). Esta última aproximación se ilustra en el ejemplo 1.

Ejemplo 1. La lenga *Nothofagus pumilio* es un árbol representativo de los bosques de las laderas de los Andes australes. Esta especie presenta una variación fenotípica continua a lo largo del gradiente altitudinal. Los individuos de zonas más altas se caracterizan por presentarse en una posición más postrada, muestran un retraso significativo en la formación de los capullos, una disminución en el tamaño de la hoja y del crecimiento radial, menor proporción de frutos con semilla y semilla de menor peso, entre otras. Aunque la base genética de estas características se desconoce, las respuestas fisiológicas de la especie a diferentes alturas sugieren un control genético de las mismas, como respuesta a una adaptación asociada a la economía de nitrógeno.

La elevación impone restricciones severas para la reproducción y establecimiento, debido a que a mayor altura la estación de crecimiento es más breve, las temperaturas más bajas, la cobertura de nieve persiste más tiempo y el viento es más fuerte. Esto significa presiones selectivas muy fuertes para la línea de árboles en la zona más alta, así como un efecto mayor de la deriva genética y un aumento de la endogamia actuando en poblaciones pequeñas y aisladas. Los resultados arrojados por el estudio de siete sistemas enzimáticos de codificación de 14 loci isoenzimáticos, muestran que la variación genética intrapoblacional disminuye considerablemente con la altitud, y que las poblaciones a gran altitud presentan un polimorfismo y heterocigocidad reducidos, así como una mayor proporción de loci monomórficos, lo que puede visualizarse parcialmente en la regresión lineal del porcentaje de polimorfismo en función de la altitud. Estos resultados concuerdan con las expectativas de las poblaciones en las elevaciones más altas, que tienden a estar genéticamente empobrecidas debido probablemente al efecto combinado de la genética y la endogamia.

(Fuente: Premoli AC. 2003. Isozyme Polymorphisms Provide Evidence of Clinal Variation With Elevation in *Nothofagus pumilio*. *Journal of Heredity*, 94(3):218–226).



Si bien las primeras aproximaciones sistemáticas al estudio de la variación genética examinaron variantes proteicas, como las alozimas, estos estudios enmascararon gran parte de la variación genética. Por un lado, debido a la degeneración del código genético, éstas no detectan los cambios sinónimos que ocurren a nivel nucleotídico. Además, es sólo una pequeña fracción del genoma la que realmente es codificante de proteínas. La posibilidad de acceder a técnicas que permitan examinar directamente la variación a nivel nucleotídico abre un abanico de posibilidades que incluye el estudio de regiones no codificantes, con funciones reguladoras, estructurales u otras aún desconocidas. Se ha demostrado que estas zonas tienen mayor potencialidad para la acumulación de mutaciones. Por otra parte, la procedencia de las secuencias nucleotídicas DNA analizadas varía según la utilidad que se les vaya a dar, pudiéndose estudiar tanto el DNA nuclear como el presente en organelos, como la mitocondria o el cloroplasto.

Patrones de variación genética.

Como vimos, dentro de las poblaciones se producirá una variación genética particular según las condiciones y los diferentes procesos evolutivos que estén

actuando y hayan operado en el pasado. La variación genética tiene características dinámicas en las poblaciones. La variación natural permite a las poblaciones responder a condiciones adversas, proveyendo la materia prima para la acción de la selección natural. La pérdida de gran parte de esta variación pondría en riesgo la viabilidad de una población, como ocurre con muchas especies en peligro de extinción. Este fenómeno es ampliamente conocido por los mejoradores de variedades domésticas que, si bien seleccionan artificialmente las variedades con las características de interés, evitan el cruzamiento indiscriminado de “consanguíneos” por sus consecuencias en la reducción de la variación. Las poblaciones muy pequeñas, o aquellas sometidas a regímenes de apareamientos fuertemente endogámicos, pueden favorecer el aumento de frecuencia de mutaciones deletéreas recesivas que tampoco son deseadas.

Hay muchas formas de evaluar el grado de variación genética dentro y entre las poblaciones; las más elementales se describen a continuación:

- **Heterocigosidad (o heterocigosis) observada (H_o).** Es el porcentaje de individuos heterocigotas en la población. No hay que confundir este descriptor con la heterocigosis esperada (H_e), que es la proporción de genotipos heterocigotas que esperaríamos si la población se encontrara en equilibrio Hardy-Weinberg, la cual se estima a partir de las frecuencias alélicas. Si se encuentran diferencias significativas entre la H_o y la H_e , se dice que la población no se encuentra en equilibrio Hardy-Weinberg, de lo cual se pueden extraer conclusiones que se detallarán más adelante.
- **Polimorfismo (P) o número medio de loci polimórficos.** Corresponde al porcentaje de loci polimórficos, es decir, que presentan más de un alelo en relación al total de loci analizados en la población. En general, un locus se considera polimórfico cuando la frecuencia del alelo más común no pasa de 0.95 o 0.99.
- **Diversidad alélica (A) o número medio de alelos por locus.** Corresponde al número promedio de alelos por locus. El valor mínimo de este descriptor es 1, lo cual significa que todos los loci estudiados fueron monomórficos, y no tiene máximo.

La comparación entre poblaciones se puede hacer comparando los descriptores anteriores, o mediante índices de divergencia (“distancias” entre poblaciones), como el F_{st} , o de manera más cualitativa, analizando la distribución y relación de variantes alélicas presentes en cada una de ellas.

Las diferencias genéticas entre poblaciones, al igual que las fenotípicas, pueden ser desde sutiles hasta profundas, y pueden ocurrir sobre distancias cortas o largas. Los factores responsables de estos patrones incluyen tanto la historia demográfica de esas poblaciones, así como los procesos evolutivos que hayan actuado sobre estas variantes. Muchas veces las frecuencias alélicas en algunos loci difieren entre poblaciones y en otrosno, y es posible encontrar diferentes patrones de variación genética.

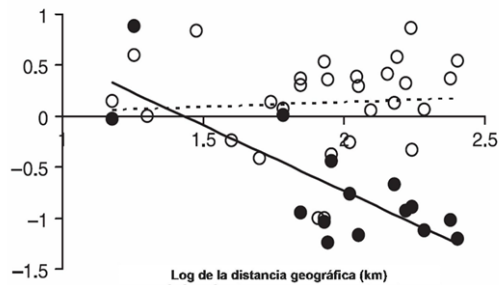
Cuando el cambio en las frecuencias alélicas es gradual a lo largo de un transecto geográfico se le llama clina. Si esta clina guarda una relación estrecha con alguna característica del ambiente, podría tratarse de una variación geográfica adaptativa, pero no es fácil encontrar las bases genéticas de esta adaptación. Una clina también puede generarse por causas no selectivas, como se observa en el ejemplo 2.

Ejemplo 2. Los “tuco-tucos” son roedores subterráneos sudamericanos pertenecientes al género *Ctenomys*, el cual presenta más de 60 especies vivientes y exhibe uno de los mayores grados de variación cromosómica reportado en mamíferos.

C. australis y *C. talarum* presentan distribuciones adyacentes en dunas arenosas sobre la costa atlántica argentina. A pesar de la homogeneidad y similitud del hábitat ocupado por ambas especies, el análisis por secuenciación de la región de control (“D-loop”) del DNA mitocondrial muestra que el patrón de variación genética es muy diferente en estas especies, lo cual sugiere una historia demográfica bastante distinta. En *C. talarum* la partición significativa de la variación genética entre poblaciones indica que las barreras geográficas, como ríos, han afectado de manera sustancial el patrón de la estructura genética. Además, la diferenciación genética es coherente con un modelo simple de aislamiento por distancia, posiblemente evidenciando el equilibrio entre el flujo de genes y la deriva genética local. Sin embargo, *C. australis* no muestra una partición geográfica fuerte de la variación genética ni aislamiento por distancia. Estos y otros resultados sugieren historias contrastantes de ambas especies: *C. talarum* parece caracterizarse por la estabilidad demográfica, mientras que *C. australis* habría experimentado una expansión demográfica reciente.

(Fuente: Mora MS, Lessa EP, Cutrera AP, Kittlein MJ, Vassallo AI. 2007. Phylogeographical structure in the subterranean tuco-tuco *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): contrasting the demographic consequences of regional and habitat-specific histories. *Mol Ecol.*, 16(16):3453-65).





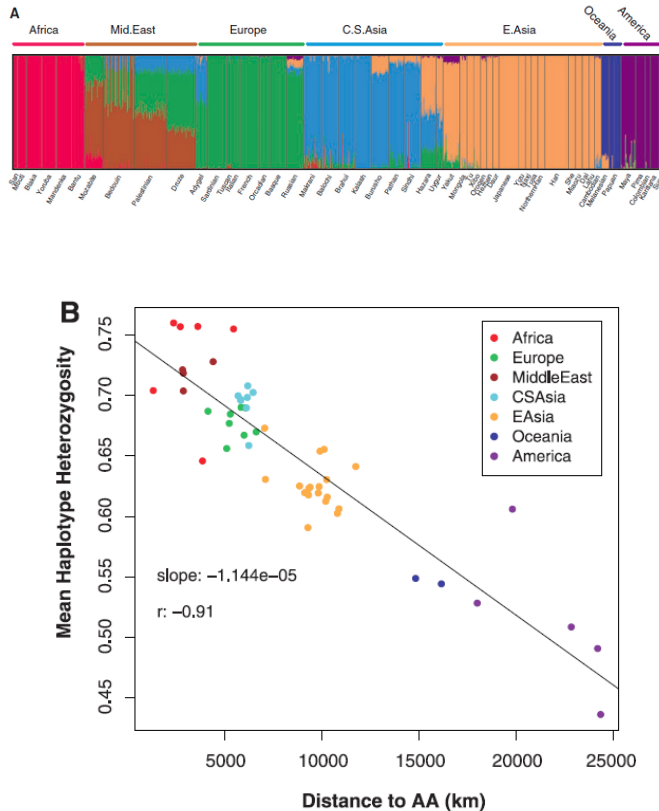
Por ejemplo, la diferenciación genética puede surgir en forma pasiva por deriva genética. Como es de esperar, los individuos de poblaciones más próximas estarán más relacionados entre ellos que aquellos de poblaciones más distantes. Si este patrón se mantiene durante un tiempo suficiente en un régimen estable⁸ de diferenciación local y niveles bajos de flujo génico entre subpoblaciones, se alcanzará un patrón conocido como *aislamiento por distancia*. Esto no sucede si, por el contrario, las poblaciones se diferencian moderadamente luego de una colonización reciente. Ambas situaciones se pueden ver representadas gráficamente en la figura del ejemplo 3.

Ejemplo 3. En los últimos 30 años, la capacidad para estudiar la variación de secuencias de DNA ha aumentado considerablemente el conocimiento de las relaciones entre las poblaciones humanas. Los análisis de DNA mitocondrial, del cromosoma Y y de los marcadores autosómicos han puesto de manifiesto la estructuración geográfica de la población humana a nivel continental y sugieren que un pequeño grupo de personas emigró fuera de África subsahariana. Posteriormente, sus descendientes se han expandido formando la población actual. A pesar del progreso, estos estudios se limitaron a una pequeña fracción del genoma, a poblaciones limitadas, o ambas, y han brindado una imagen incompleta de la importancia relativa de la mutación, la recombinación, la migración, la demografía, la selección y la deriva al azar. Para aumentar sustancialmente la cobertura genómica y poblacional de los estudios anteriores, se han examinado más de 650.000 polimorfismos de nucleótido único (SNPs) en muestras del Grupo de Diversidad del Genoma Humano (PDGH-CEPH), en 1064 individuos de 51 poblaciones de África subsahariana, África del Norte, Europa, Oriente Medio, Asia Sur y Central (Asia SC), Asia Oriental (Asia E), Oceanía y América.

Los resultados revelaron que la ascendencia individual y la subestructura poblacional son detectables con muy alta resolución. De esta forma el DNA de un individuo puede ser utilizado para deducir su origen geográfico con una precisión sorprendente. En la primera figura se muestra gráficamente la ascendencia regional deducida en el estudio. Cada individuo es representado por una línea vertical dividida en segmentos de colores cuyas longitudes se corresponden con la probabilidad de pertenencia a cada uno de los siete grupos de ancestralidad propuestos. Además, como se observa en la segunda imagen, la correlación negativa entre la heterocigosidad haplotípica y la geografía es coherente con que la distribución actual de la humanidad ha ocurrido mediante una serie de efectos fundadores a partir de un único ancestro desde África subsahariana. En esta gráfica se representa la heterocigosidad haplotípica en SNPs en función de las distancias geográficas hacia Addis Abeba (AA) en Etiopía. Se indica la pendiente de la regresión lineal (pend.) junto con la correlación de Pearson r . Este conjunto de datos permite la caracterización más completa hasta la fecha de la

variación genética humana.

(Fuente: Li JZ, Absher DM, Tang H, Southwick AM, Casto AM, Ramachandran S, Cann HM, Barsh GS, Feldman M, Cavalli-Sforza LL, Myers RM. 2008. Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. *Science*, 22;319(5866):1100-4).



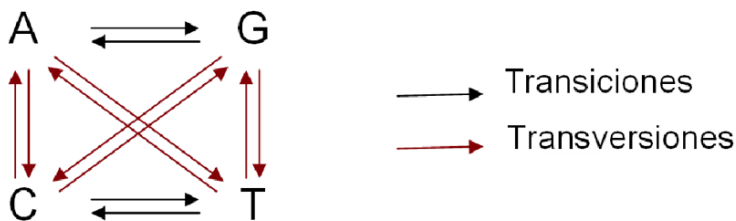
Origen de la variación genética. Mutación.

La variación genética surge en última instancia por mutación. La mutación es el surgimiento de una alteración en el material genético; es un proceso natural y espontáneo que ocurre con cierta frecuencia, en términos probabilísticos, en todas las células, y es la fuente última de variación y, por lo tanto, de la evolución biológica. Sin embargo, en los organismos pluricelulares con reproducción sexual, son las mutaciones que ocurren en las células germinales las que tienen posibilidades de pasar a la siguiente generación y entrar en el juego de la evolución. También la recombinación y el flujo génico entre poblaciones pueden aumentar la variación encontrada en las poblaciones naturales. La primera produce distintas combinaciones de las variantes generadas por mutación, y la segunda dispersa variantes que surgen en una población hacia el resto.

El reconocimiento de que los procesos mutacionales son muy variables tuvo

que esperar, en lo esencial, al advenimiento de la genética molecular, aunque los trabajos de Barbara McClintock sobre elementos transponibles se adelantaron a ella, con métodos clásicos, por décadas. Las mutaciones más sencillas se denominan *mutaciones puntuales* que consisten en la sustitución de un nucleótido por otro debido a errores aleatorios en la síntesis del DNA o en la reparación de los lugares dañados por agentes químicos o por radiación de alta energía. Si estos cambios persisten implicarán también un cambio en la hebra complementaria durante la replicación del DNA. Si se sustituye una purina (A o G), o a una pirimidina (C o T) por otra, la mutación puntual se denomina *transición*. Si se sustituye una pirimidina por una purina, o viceversa, se denomina *transversión*. Las primeras son mucho más frecuentes que las segundas, a pesar de que es menos probable de que ocurra, como muestra el diagrama. Normalmente las transiciones sobrepasan a las transversiones en una proporción de 3:1; la hipótesis más aceptada para explicar este hecho es que la transición da lugar a una desorganización mucho menor en la hélice del DNA durante la síntesis, por lo que es mucho menos probable que sea reconocida como error y por consiguiente, menos probable que sea corregida de manera inmediata.

Diagrama 1



Otro tipo de cambio consiste en la incorporación o eliminación de una o unas pocas bases que, en forma genérica, se denominan *indels*, que es la forma abreviada de referirse al par inserción-delección⁹, ya que en general es difícil discriminar el sentido de esta mutación. Pero también son mutaciones los cambios cromosómicos, como las *inversiones* y *translocaciones*, y las *transposiciones* de elementos transponibles del genoma, como las estudiadas por McClintock. Los microsatélites, por su parte, sufren mutaciones que originan que se agreguen o eliminen motivos de repetición, como se comentó anteriormente. Así, por ejemplo, un alelo que contiene un motivo GAC repetido 50 veces, puede generar, por mutación, un alelo con un número mayor o menor de repeticiones GAC.

Como es muy evidente en el caso de los microsatélites, todas estas variedades de cambios tienen dinámicas evolutivas muy diferentes que es

importante comprender y considerar. Incluso el estudio de las mutaciones puntuales tiene su complejidad, ya que diferentes clases de cambios pueden tener distintas probabilidades de ocurrir. La probabilidad de una mutación puntual puede depender, por ejemplo, del nucleótido que ocupa un sitio y puede verse afectada por algún sitio vecino. Todo ello debe tenerse en cuenta en detalle, o promediarse en una tasa única como aproximación razonable. Las deleciones, por ejemplo, tienen una tendencia sistemática a concentrarse en ciertas regiones, en virtud de la estructura secundaria que tiende a adquirir el DNA de hebra simple en el proceso de replicación. Es conveniente evitar aglomerar tipos muy diferentes de mutaciones, como los cambios puntuales y las deleciones, bajo una misma tasa de mutación.

La frecuencia con la que ocurre la mutación, es decir la **tasa de mutación**, depende del tipo de mutación en cuestión, y varía según las especies, genomas y genes en consideración, entre otros. Por ejemplo, se considera que el genoma mitocondrial presenta una tasa de mutación mayor que el nuclear, debido a la falta de mecanismos de reparación y al ambiente altamente reactivo dentro de la mitocondria¹⁰, como se detalla en el cuadro 1. Hay una variación aún mayor entre diferentes organismos, con una tasa de mutación de 1 a 2×10^9 en mamíferos, mientras que en el otro extremo de la escala, en los virus de ARN, es del orden de 1×10^6 .

Existen varios métodos para la estimación de la tasa de mutación puntual. Un aspecto esencial a considerar para ello es que muchas de las mutaciones que surgen son eliminadas, porque son deletéreas o simplemente por el efecto del azar si son neutras o no visibles para ser seleccionadas (como un alelo ventajoso pero recesivo). En el caso de regiones estrictamente neutras, en donde la selección no opera, se podría asumir, bajo la teoría neutral de la evolución molecular, que la tasa de sustitución es igual a la tasa de mutación¹¹. Una estimación de la tasa de mutación puntual del genoma nuclear se ha obtenido comparando las secuencias de pseudogenes de diferentes especies o en sitios con degeneración 4. Los pseudogenes son copias de genes surgidos generalmente por duplicación que, al estar presente el gen original, pierden restricciones y las mutaciones que surgen en éstos no son eliminadas por la selección purificadora. El destino de los mismos es variable, se pueden volver no funcionales o ser seleccionados para cumplir con otra función. Los sitios de degeneración 4 son aquellos en los cuales cualquier sustitución de base no genera un cambio en el aminoácido codificado. Se presume que la selección natural en estas regiones no opera (supuesto cuestionable), o al menos es mucho más débil que en regiones codificantes (afirmación más aceptable). En estos lugares la tasa de sustitución será igual a la tasa de mutación. En

comparaciones entre especies de mamíferos, la tasa promedio de sustituciones nucleotídicas ha sido de $1,7 \times 10^{-9}$ por sitio, por generación (Li y Graur, 1991). Hay que aclarar que todas estas estimaciones son *subestimaciones*. La cantidad de mutaciones realmente ocurridas siempre es igual o mayor que las observadas. Algunas de las mutaciones pueden haber sido eliminadas; otras pueden haber ocurrido sobre una anterior, ocultando la primera mutación; o pueden haberse dado sobre sitios previamente mutados, regresándolo al estado original (reversiones) y ocultando todo el proceso. Hay modelos de sustitución que corrigen estas estimaciones incorporando algunos datos empíricos que muestran evidencias de cómo ocurre el proceso.

Sesgos mutacionales y modelos para mutaciones puntuales.

En esta sección examinaremos muy brevemente algunos modelos más complejos de cambio a nivel nucleotídico. A nivel filogenético, es decir cuando se comparan los cambios acumulados entre las especies, por lo general a lo largo de escalas de tiempo de millones de años, dichos cambios son mayoritariamente *sustituciones*, término reservado para aquellas mutaciones que se han *fijado* durante la historia de las especies. Varios de los modelos que esbozaremos aquí son precisamente modelos de sustitución, y no, estrictamente, de mutación. Pero para mutaciones no afectadas por la selección natural, como ya se mencionó hay una estrecha relación entre ambas⁷. Más allá de estas importantes distinciones, presentaremos algunos de estos modelos en términos mutacionales para dejar sentado que es posible incorporarlas al análisis cuando sea necesario.

A nivel de DNA, el modelo más sencillo de mutación es llamado modelo de Jukes y Cantor, según el cual todos los tipos de cambio son igualmente probables. Este modelo puede representarse por la matriz de transición⁴² que se ilustra en el diagrama 2:

		Nucleótido nuevo			
		G	A	T	C
Nucleótido original	G	$1-3\mu$	μ	μ	μ
	A	μ	$1-3\mu$	μ	μ
	T	μ	μ	$1-3\mu$	μ
	C	μ	μ	μ	$1-3\mu$

Diagrama 2

En cada generación, un nucleótido cualquiera tiene una probabilidad m de

mutar a cada uno de los restantes tres, y por ende una probabilidad de $1-3\alpha$ de permanecer sin cambios. La matriz de transición define una cadena de Markov¹³ para la evolución de un sitio cualquiera en el DNA. Dicho sitio tiene probabilidades perfectamente definidas de cambiar hacia cualquier otro estado, o de permanecer sin cambios.

Sin embargo, como ya se mencionó anteriormente, las transiciones son mucho más frecuentes que las transversiones. Un avance importante respecto al modelo de Jukes y Cantor, si queremos dar cuenta de esta observación, lo constituye el modelo de dos parámetros de Kimura:

		Nucleótido nuevo			
		G	A	T	C
Nucleótido original	G	$1-\alpha-2\beta$	α	β	β
	A	α	$1-\alpha-2\beta$	β	β
	T	β	β	$1-\alpha-2\beta$	α
	C	β	β	α	$1-\alpha-2\beta$

Diagrama 3

El modelo de dos parámetros de Kimura reconoce, como se ve, dos tasas diferentes de mutación: una para transiciones (α) y otra para transversiones (β). La opción entre los dos modelos, o más en general entre modelos de mutación con diferentes grados de complejidad, depende de las circunstancias. En general, una mayor complejidad involucra más parámetros a ser estimados con los mismos datos, y mayor varianza vinculada a las estimaciones. Estos costos se justifican, a veces, si el mayor realismo del modelo es verdaderamente necesario para el problema que queremos resolver.

En muchos casos en que unas pocas mutaciones puntuales constituyen toda la diversidad de un locus de interés en una población cualquiera, aún la simple distinción de transiciones y transversiones tiene más costos que beneficios. Para estudios a mayor escala de tiempo, como los de la evolución de un gen a lo largo de millones de años y en linajes diversos, esta y otras distinciones son imprescindibles. Para los casos en que se justifica, hay modelos que de forma análoga incorporan más parámetros, como las frecuencias nucleotídicas y la posibilidad de asimetrías en estos. Un modelo bastante completo y complejo es el GTR¹⁴ (del inglés *Generalized Time Reversible*, Generalizado de tiempo reversible), que incluye seis tasas diferentes para su estimación entre transiciones, transversiones, y las 4 frecuencias nucleotídicas.

El libro de Graur y Li (2000) contiene una magnífica discusión de éstos y de otros modelos de sustitución, así como de la evidencia empírica al respecto.

Equilibrio Hardy-Weinberg

En 1908, un matemático inglés (G. H. Hardy) y un fisiólogo alemán (W. Weinberg) formularon independientemente un modelo genético poblacional que lleva sus nombres y ocupa un lugar central en la genética de poblaciones. Como sucede tantas veces con los modelos, éste ha sido injustamente ridiculizado por los naturalistas por su falta de realismo. El eminente evolucionista Ernst Mayr, por ejemplo, no dudó en despreciar, ya no a este modelo solamente, sino a toda la genética de poblaciones llamándola “genética de la bolsa de frijoles” (*beanbag genetics*, en inglés), aludiendo al modo como solía presentarse el modelo en cursos prácticos, donde los alelos están representados por frijoles de diferentes colores que se combinan al azar.

En cuanto a la falta de realismo del modelo, en este caso al menos es correcto decir que su enorme utilidad se debe *precisamente* a esta propiedad. El modelo Hardy-Weinberg, se utiliza típicamente como hipótesis nula, y el constatar desviaciones significativas respecto de lo esperado según el modelo es indicio de que *algo distinto*, algo que no se ajusta a lo asumido por el modelo está sucediendo en la población de estudio.

El modelo Hardy-Weinberg presenta una serie de supuestos, basados en lo que sucede en una población ideal con las siguientes características:

- Está formada por organismos diploides;
- la reproducción es sexual;
- las generaciones no se solapan;
- el gen considerado es autosómico;
- no hay diferencias de frecuencias alélicas entre los sexos;
- los apareamientos ocurren al azar;
- la población es de tamaño infinito;
- no hay migración desde otras poblaciones;
- no hay mutación;
- la selección natural no opera sobre el gen considerado.

Podemos percibir desde ya la utilidad del modelo al considerar el último punto (la ausencia de selección). El modelo Hardy-Weinberg provee predicciones precisas sobre el comportamiento de un gen sobre el que la selección no opera. Si sospechamos que la selección en verdad afecta a un gen determinado, podemos comenzar su estudio demostrando que dicho gen se aparta de modo consistente de las predicciones del modelo. Si rechazamos el modelo (nuestra hipótesis nula), tendremos que considerar seriamente

alternativas. La acción de la selección no es la única fuente de desviaciones de las predicciones del modelo, pero se encuentra entre ellas.

Asimismo, en este modelo cada generación se separa en dos fases:

- fase gamética, en la que cada locus está representado por un sólo alelo por gameto;
- fase diploide u orgánsmica, en la que cada locus está representado por dos alelos (uno legado por cada progenitor).

¿Qué podemos esperar del comportamiento de los alelos de un gen en una población con todas las características del modelo Hardy-Weinberg? En esta sección limitaremos nuestra atención a un único e hipotético gen, representado por dos o más alelos en una población (hay variación que merece ser estudiada). No nos interesa por el momento qué codifica ese “gen” o a qué región del genoma pertenece. En principio, podría tratarse simplemente de un único sitio en algún cromosoma, ocupado por un par de bases en la doble cadena del DNA, pero mostrando variación en la población (dicho par es A:T en cierto cromosoma, pero C:G en otro, por ejemplo).

Como ejercicio supongamos que las poblaciones humanas se ajustan a tal modelo, y consideremos el caso del Factor V (uno de los muchos genes que puede tipificarse a partir de una muestra de sangre). Entre los Yorubas de Nigeria se encuentran dos alelos de este factor; el alelo V tiene una frecuencia de 0.376, mientras que el alelo v se encuentra en una frecuencia de 0.624 (Roychoudhury y Nei, 1988). Llamemos a estas frecuencias p y q , respectivamente:

$$f(V) = p = 0,376 = 37,6\%$$

$$f(v) = q = 0,624 = 62,4\%$$

Como sabemos, un gen diploide como el considerado, que cuenta con dos variantes alélicas, puede generar solamente tres genotipos diferentes. Así, si un individuo hereda dos copias del alelo V , una de cada progenitor, será homocigota VV . Existirán también homocigotas vv y heterocigotas Vv .

La primera y más obvia consecuencia del modelo es que estas frecuencias permanecerán estables a lo largo del tiempo, *en equilibrio*. En efecto, en el modelo no ocurre nada que pueda cambiarlas. El tamaño infinito de la población previene fluctuaciones al azar de las frecuencias (no opera la deriva genética), que en una población de tamaño finito ocurrirán inevitablemente. No aparecen alelos nuevos, ni ocurren mutaciones de uno a otro de los alelos

presentes. Tampoco hay inmigrantes que aporten nuevos alelos, o simplemente modifiquen esas frecuencias ya existentes.

La segunda consecuencia del modelo es que existe una correspondencia precisa y estable entre las *frecuencias alélicas* (también llamadas frecuencias génicas) y las *frecuencias genotípicas*. Esta estabilidad surge de agregar, al tamaño infinito de la población y a la ausencia de mutaciones y otras fuentes de variación, el sistema de apareamientos al azar. La población es llamada, entonces, *panmíctica*.

Consideremos la probabilidad de obtener un individuo homocigota de tipo *VV* en nuestra población ideal. Este individuo proviene de la combinación al azar de dos alelos, uno legado por el padre (y presente en el espermatozoide) y otro por la madre (en el óvulo), en la formación del cigoto. La probabilidad de que el alelo paterno, que escogemos al azar de entre los disponibles en la población, sea *V*, es

$$f(V) = p = 0,376 = 37,6\%$$

Como el segundo alelo se escoge con independencia del primero, es fácil ver que, habiendo escogido el alelo *V* en primer lugar, con una probabilidad de un 37,6%, tenemos ahora un 37,6% de posibilidades de escoger otra copia de ese mismo alelo para completar el complemento genético de nuestro nuevo individuo. Por lo tanto, deducimos que la frecuencia esperada de homocigotas *VV* será

$$f(VV) = 0,376 \times 0,376 = 0,141 = 14,1\%$$

Figura 1. Representación gráfica del equilibrio de Hardy-Weinberg para el caso de dos alelos con frecuencias *p* y *q*. Las frecuencias alélicas están representadas en los márgenes del cuadro, cuyos lados se han segmentado en proporción a ellas. Las áreas dentro del cuadro principal representan las frecuencias esperadas de las diferentes combinaciones.

		Gametos ♀	
		<i>p</i>	<i>q</i>
Gametos ♂	<i>p</i>	<i>p</i> ²	<i>pq</i>
	<i>q</i>	<i>pq</i>	<i>q</i> ²

En la figura 1 se representa gráficamente cómo se combinan las frecuencias génicas presentes en los gametos para obtener las frecuencias genotípicas para

una población que sigue el modelo Hardy-Weinberg. Analizando brevemente el gráfico se ve que:

- Existe sólo una forma de obtener una combinación homocigota determinada, VV o vv en nuestro ejemplo, ya que debemos escoger el mismo alelo en ambos gametos. La frecuencia esperada de genotipos homocigotas para un alelo determinado es siempre el cuadrado de la frecuencia de dicho alelo. Así, $f(VV) = p^2$ y $f(vv) = q^2$.
- En cambio, hay dos formas de obtener una combinación genotípica heterocigota. En nuestro ejemplo
 - el alelo V puede provenir del padre y el v de la madre, lo cual puede ocurrir con una probabilidad igual al producto de las frecuencias de esos alelos. Es decir, la combinación Vv , cuyo alelo V es de origen paterno, tiene una frecuencia esperada de pq ;
 - el alelo V puede provenir, en cambio, de la madre, y como no hay diferencias de frecuencias alélicas entre los sexos, el razonamiento es idéntico y esta opción ocurrirá igualmente con una frecuencia pq .
- Como resultado, la probabilidad total de observar un heterocigota Vv es $f(Vv) = 2pq$.

Pese a las muchas y flagrantes violaciones a los postulados del modelo Hardy-Weinberg, las poblaciones naturales tienen una sorprendente tendencia a aproximarse, en lo que a frecuencias genotípicas se refiere, a las predicciones del modelo. Efectivamente, ninguna población humana es panmíctica (las probabilidades de apareamiento no son aleatorias, sino que se ven afectadas por factores sociales, geográficos y muchos otros), no está completamente libre de inmigración ni es de tamaño infinito. Las desviaciones resultantes de estos fenómenos son, sin embargo, menores. En el caso de nuestra población Yoruba y su variación en el Factor V , el equilibrio Hardy-Weinberg permite predecir las siguientes frecuencias genotípicas aproximadas:

$$f(VV) = 0,141$$

$$f(Vv) = 0,470$$

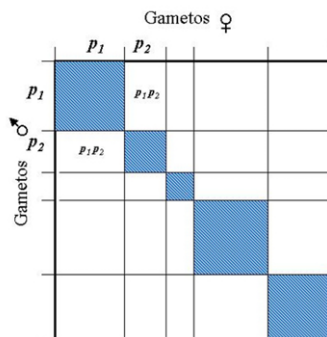
$$f(vv) = 0,389$$

El cuadro 4 presenta un ejercicio, basado también en un caso de un polimorfismo sanguíneo en una población humana, en el que se introducen

algunos elementos adicionales. Por lo pronto, se parte de conteos genotípicos en una muestra experimental. Esta muestra se usa para estimar las frecuencias génicas, y luego se usa el modelo Hardy-Weinberg para calcular las frecuencias genotípicas esperadas; finalmente, éstas se comparan con las observadas.

La representación gráfica que ya usamos en la figura 1 permite extender el principio del modelo de Hardy-Weinberg a casos más complejos de un modo sencillo e intuitivo. Por ejemplo, como se ilustra en la figura 2, si un gen presenta más de dos alelos, basta desplegar sus frecuencias en los lados del cuadrado que representan los gametos masculinos y femeninos para obtener las frecuencias genotípicas esperadas en el cuerpo del cuadrado. No hay nada realmente nuevo, desde el punto de vista conceptual, al pasar de dos alelos a tres o más.

Figura 2. Representación gráfica del equilibrio Hardy-Weinberg para el caso de varios alelos (solamente dos de ellos están representados en detalle por sus frecuencias p_1 y p_2). Las frecuencias esperadas de homocigotos para los diferentes alelos están representadas por las áreas cuadradas sombreadas en la diagonal del cuadro principal. Al igual que en la figura 1, las combinaciones de heterocigotos están representadas por los rectángulos fuera de la diagonal del cuadrado (solamente las combinaciones de los alelos 1 y 2 están señaladas).



La uniformidad del equilibrio Hardy-Weinberg se puede apreciar también considerando un problema común en genética, que resulta de las diferentes formas y grados variables de resolución de los análisis genéticos. Consideremos, por ejemplo, el gen de la peptidasa A en humanos. Las poblaciones europeas presentan dos alelos con frecuencias aproximadas de 76% y 24%. Estos alelos están definidos por electroforesis de proteínas (Lewontin, 1995). Supongamos ahora que una investigación ya no obtiene información basada a nivel de proteínas, sino del DNA del gen en cuestión. Un estudio de esa naturaleza puede revelar una variación que no se manifiesta en los análisis proteicos. Por ejemplo, pueden hallarse variaciones en terceras posiciones de algún codón que no resultan en un cambio en el aminoácido

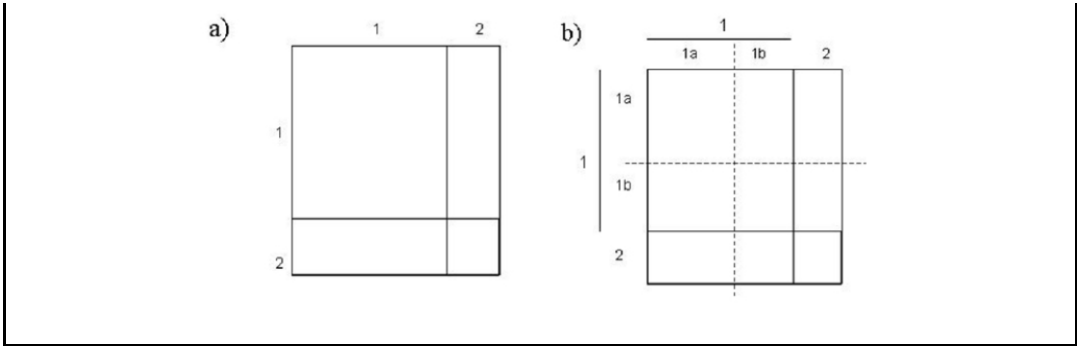
correspondiente (cambios silenciosos, en lugar de cambios que implican el reemplazo de un aminoácido).

La comparación del número de individuos esperados en cada categoría con base en el modelo de Hardy-Weinberg (*esp*) y el número correspondiente de individuos observados (*obs*) sugiere que las diferencias entre ellas son pequeñas, y probablemente atribuibles a errores de muestreo. La prueba de chi cuadrado (χ^2 , cuyos fundamentos no se detallan) se puede usar para examinar si las desviaciones entre las frecuencias observadas y las esperadas son significativas o si, por el contrario, no hay motivos para rechazar la hipótesis nula de equilibrio Hardy-Weinberg. El lector puede calcular el valor del estadístico χ^2 e interpretar el resultado teniendo en cuenta que en este caso hay un grado de libertad, y que el valor crítico correspondiente para $\alpha = 0,05$ es $\chi^2 = 3,84$.

$$\chi^2 = \sum \frac{(obs - esp)^2}{esp}$$

donde *obs* y *esp* son las frecuencias genóticas observadas y esperadas, respectivamente. Supongamos que un estudio de este tipo determina que el alelo 1 clásico es en realidad una mezcla de dos subtipos, indistinguibles a nivel proteico, que llamaremos 1a y 1b, de modo tal que constituyen el 60% y el 40%, respectivamente. El examen del equilibrio Hardy-Weinberg con esta nueva información es reconfortante en varios aspectos, como se observa en la figura 3. Por ejemplo, el cuadrado que representa la frecuencia de homocigotas para el alelo clásico 1 puede extraerse del cuadro general y subdividirse según las frecuencias de 1a y 1b, haciendo caso omiso del resto del diagrama. De hecho, pueden representarse del mismo modo los subtipos en sus diferentes combinaciones, incluyendo las heterocigóticas. Las predicciones originales del modelo Hardy-Weinberg continúan siendo válidas en cuanto a los alelos clásicos, y al mismo tiempo es fácil ver cómo se incorporan las subdivisiones adicionales provistas por subtipos definidos con técnicas más refinadas.

Figura 3. a) Representación gráfica del equilibrio de Hardy-Weinberg para dos alelos (1 y 2) de la peptidasa A humana en poblaciones europeas. b) Representación, más detallada, en la que se distinguen subtipos hipotéticos del alelo 1 (1a y 1b).



Homocigosis y heterocigosis esperadas¹⁵

Ya hemos considerado cómo, a partir de las frecuencias alélicas, el modelo Hardy-Weinberg predice las frecuencias de todas las combinaciones genotípicas posibles. El número de esas combinaciones, por supuesto, aumenta con el número de alelos. Sin embargo, a menudo es útil resumir la información sobre la variabilidad de un locus cualquiera en dos medidas. La primera es la homocigosis esperada, es decir la frecuencia de homocigotas esperados en equilibrio Hardy-Weinberg. Si llamamos p_i ($p_1, p_2, \dots; p_k$) a las frecuencias de los k alelos, entonces la homocigosis esperada es:

$$E(G) = \sum_{i=1}^k p_i^2$$

En la figura 2 se puede ver claramente que la homocigosis esperada es la suma de los cuadrados de las frecuencias alélicas, y está representada por la suma de las áreas de los cuadrados en la diagonal del cuadrado principal. Naturalmente, la heterocigosis esperada está representada en la figura 2 por el área no cubierta por las diferentes combinaciones homocigotas, es decir:

$$E(H) = 1 - E(G) = 1 - \sum_{i=1}^k p_i^2$$

Recurriendo a la figura 1, se observa fácilmente que en el caso de dos alelos, la máxima heterocigosis esperada es de 50%, y ocurre cuando cada alelo se encuentra a una frecuencia de 50%. El lector puede examinar la figura 3 y pensar qué combinación de frecuencias alélicas producirá la mayor heterocigosis posible para tres o más alelos.

Aproximación al equilibrio Hardy-Weinberg

Hasta ahora hemos descrito el equilibrio Hardy-Weinberg, y también hemos afirmado que las poblaciones naturales se aproximan al mismo con asombrosa determinación, pese a que los supuestos del modelo son muy poco realistas. Como ejercicio que puede permitir atisbar porqué ello ocurre, le proponemos al lector el siguiente caso. Supongamos que se parte de una población inicial con un marcado sesgo en la representación de los alelos en los dos sexos.

Por ejemplo, fundamos una población de *Drosophila* con estas características:

Alelo	Frecuencia en Hembras	Frecuencia en machos	Frecuencia total
A	1,00	0,00	0,50
a	0,00	1,00	0,50

En otras palabras, cada sexo es homocigota para un alelo. La pregunta es en cuántas generaciones se llega al equilibrio Hardy-Weinberg, aceptando naturalmente las reglas del modelo, especialmente la de apareamientos al azar. El lector puede considerar otras situaciones.

Apartamientos de H-W y sus posibles causas.

Como se mencionó al principio, una de las ventajas del modelo de Hardy-Weinberg es su simplicidad, que permite usarlo como hipótesis nula contra hipótesis alternativas que impliquen que la población en estudio está violando alguno de los supuestos del modelo. Es decir, si al analizar una población determinada las frecuencias genotípicas observadas difieren significativamente de las esperadas, podemos suponer que alguno de los supuestos o asunciones del modelo no se cumplen. Podemos analizar cómo afectan el no cumplimiento de algunos supuestos a las desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg.

La migración es el caso más sencillo de imaginar. Es evidente que si las poblaciones están diferenciadas genéticamente y las frecuencias alélicas y genotípicas son diferentes entre ellas, el ingreso de genotipos procedentes de otras poblaciones con frecuencias genotípicas diferentes a las de la población de estudio harán que las frecuencias genotípicas observadas difieran de las esperadas en equilibrio. Un ejemplo sencillo es que, por ejemplo, ingresen individuos homocigotos de una población donde ya se ha fijado un alelo, lo que traerá como consecuencia un exceso de homocigotos observados con respecto a lo esperado por Hardy-Weinberg.

Por otro lado, es evidente que los apareamientos no son al azar en las poblaciones. Hay muchos factores que están implicados en esta dinámica, y cada especie tiene sus propios requerimientos, sistemas de apareamiento, elección de parejas, etc.. Lo que el modelo propone es que los apareamientos ocurran al azar con respecto al marcador que se está estudiando. Por ejemplo, al estudiar un locus de microsatélite que no está relacionado con la característica que las hembras seleccionan para escoger al macho de su especie para aparearse, entonces este locus microsatelital estará en equilibrio Hardy-Weinberg. Pero si por algún motivo, sea por efecto directo sobre el fenotipo, o por ligamiento con una característica implicada en la elección de pareja, en que los individuos de una especie tienden a aparearse con otros similares a él, fenómeno denominado *endogamia* o *endocría*; en cada generación habrá un aumento en el número de homocigotas y una disminución de heterocigotas. El caso contrario, cuando las preferencias de apareamiento tienden a ser con individuos diferentes genéticamente, es denominado *exogamia* o *exocría* y genera un aumento de los genotipos homocigotos en la población.

Hasta aquí hemos considerado que no opera la selección natural y que el marcador que estamos utilizando es neutro. Pero como sabemos, la selección natural favorece a los genes que confieren ventajas a los individuos que los portan, aumentando su frecuencia en cada nueva generación. Lo contrario sucede con genes que le sean desfavorables a los individuos portadores. En el caso de que un alelo sea favorecido, la frecuencia de los genotipos portadores del mismo será mayor a la esperada en equilibrio Hardy-Weinberg y lo contrario ocurrirá con los genotipos que presenten el alelo contra-seleccionado. Si, por ejemplo, un alelo dominante confiere ventajas a la población, tendrán frecuencias observadas mayores a las esperadas en equilibrio del genotipo homocigoto para el mismo y/o todos los posibles heterocigotas formados con éste, o al menos los que se hayan formado hasta el momento. A largo plazo, el alelo seleccionado favorablemente se fijará en la población y el seleccionado en contra desaparecerá. La dinámica de este proceso se puede representar matemáticamente y depende del grado de dominancia de los alelos en la población y los coeficientes de selección sobre los alelos o combinaciones alélicas. Además, el efecto de la selección se puede deber a que estamos estudiando el locus directamente bajo selección, aquel que confiere la característica que está siendo seleccionada, o a un efecto indirecto sobre otro locus, pero con el cual el marcador en estudio está ligado, por ejemplo, físicamente. Hay, por supuesto, otros regímenes selectivos que no se consideran aquí.

Finalmente, si sacamos el supuesto de que el tamaño de la población es

infinito, tenemos que considerar el “efecto del muestreo” de gametos de una generación para la formación de la siguiente generación. Esto genera fluctuaciones al azar de las frecuencias alélicas y genotípicas, fenómeno conocido como *deriva genética*. Este proceso ha sido formalizado y se conoce como el modelo de Fisher-Wright, que permite sacar conclusiones generales sobre el efecto de la deriva genética en las poblaciones. Considerar poblaciones de tamaño finito es, en cierta medida, como garantizar un grado de endogamia en las poblaciones. La deriva, a largo plazo, hará que en cada población se pierdan o fijen alelos. Al mismo tiempo, sin embargo, ocurrirán mutaciones que aportarán variación.

Es posible reconocer que diferentes “factores” que se apartan del modelo Hardy-Weinberg tienen el mismo efecto sobre el equilibrio. Por ejemplo, una disminución en el número de heterocigotas (o exceso de homocigotas) se puede deber a selección positiva a favor de un genotipo homocigota o en contra de uno heterocigota, a endogamia, a la emigración diferencial de genotipos heterocigotos o al ingreso de homocigotas desde otra población. La discriminación entre estos procesos no siempre es sencilla y generalmente implica trabajar con marcadores independientes. Asimismo, estas “causas” podrían interactuar entre ellas y ser muchos más difíciles de discriminar.

Ejemplo 4. En la especie *C. talarum* (que se introdujo en el ejemplo 2) se estudió la diversidad presente en diferentes exones de genes del Complejo Mayor de Histocompatibilidad (MHC), en dos poblaciones conocidas (Necochea y Mar de Cobo). Estos loci se caracterizan por presentar altos niveles de polimorfismo debido, posiblemente, a las presiones selectivas a favor de los heterocigotas por ventajas que presentan ante la exposición a agentes patógenos.

Una muestra de 30 adultos por localidad muestra que en el exon 2 del locus DQA, en uno de los exones hay un exceso (estadísticamente significativo, denotado por asteriscos *) de homocigotas observados (HO) con respecto a lo esperado por el equilibrio de Hardy-Weinberg (HE). Esta diferencia se podría deber a una selección a favor de los heterocigotos. El exceso de heterocigotos no se manifiesta en el intrón 2 del mismo locus, posiblemente debido a la alta tasa de recombinación del locus, que permite que diferentes regiones tengan historias relativamente independientes.

(Fuente: Cutrera AP, Lacey EA. 2007. Trans-species polymorphism and evidence of selection on class II MHC loci in tuco-tucos (Rodentia: Ctenomyidae). *Immunogenetics*, 59(12):937-48).

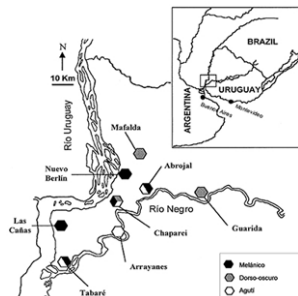
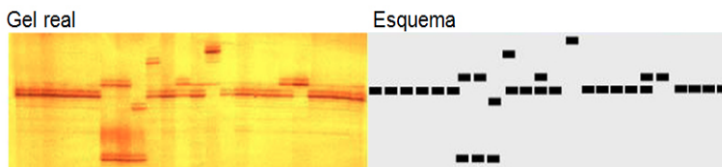
Locus	Población	Nº de alelos	HO	HE
DBR (exón 2)	Mar de Cobo	13	0,800	0,810
	Necochea	6	0,630	0,600
DQA (exón 2)	Mar de Cobo	4	0,745 *	0.600
	Necochea	3	0,649 *	0,583

DQA (intrón 2)	Mar de Cobo	4	0,188	0,207
	Necochea	4	0,393	0,389

Ejemplo 5. Efecto Walhund. En el gel de la fotografía adjunta se encuentran los genotipos para un locus de microsatélites de tres individuos de cada una de ocho subpoblaciones de *Ctenomys rionegrensis*. A partir del mismo calcule las frecuencias alélicas y genotípicas globales observadas. Calcule la heterocigosis observada y la esperada a partir del modelo de Hardy-Weinberg considerando a toda la muestra como parte de una única población. Interprete los resultados.

Si obtiene resultados correctos verificará que hay un marcado déficit de heterocigotas con respecto a lo esperado en equilibrio Hardy-Weinberg, debido a la estructuración poblacional. A este fenómeno se le denomina “efecto Walhund”.

(Fuente: Wlasiuk, G., Garza, J.C., Lessa, E-P. 2003. Genetic and geographic differentiation in the Rio Negro tuco-tuco (*Ctenomys rionegrensis*): inferring the roles of migration and drift from multiple genetic markers. *Evolution*, 57(4):913-26)



Cuadro 1

Variación del genoma mitocondrial

El genoma mitocondrial ha sido, en animales, objeto de numerosos estudios evolutivos y genético-poblacionales. Entre sus características principales, al menos para vertebrados, se cuentan las siguientes (hay varias excepciones y algunas dudas que no serán consideradas aquí):

- genoma compacto, de unos 16.000 pares de bases, formado en su mayoría por genes sin intrones ni regiones intergénicas;
- transmisión exclusivamente materna, aunque se encuentra en ambos sexos;
- ausencia de recombinación;
- gran variabilidad y tasas de evolución unas diez veces mayores que las típicas del genoma nuclear;

- sesgo composicional, con una marcada deficiencia de G, en especial en terceras posiciones de codón;
- código genético propio, que difiere en el significado de algunos codones del código nuclear.

La variabilidad, herencia uniparental, y ausencia de recombinación, son ventajas que han atraído a muchos al estudio de este genoma. Estas propiedades son comunes en muchos grupos de animales, pero no en plantas. Como contraparte de estas ventajas, deben considerarse las complejidades introducidas por el fuerte sesgo composicional y otros detalles estructurales. La ausencia de recombinación simplifica la comprensión de este genoma, pero implica que el mismo ha tenido una historia única y no necesariamente representativa de la del acervo general de la especie, mejor representado en el genoma nuclear. Es claro que el genoma mitocondrial podría merecer, para su estudio evolutivo a largo plazo, un modelo mucho más complejo que los considerados hasta aquí.

Es necesario señalar también que la alta tasa de mutación del genoma mitocondrial animal parece estar vinculada, por una parte, a la ausencia de mecanismos sofisticados de reparación, que en el genoma nuclear corrigen buena parte de los errores primarios de incorporación de nucleótidos durante la replicación del DNA. Además, las funciones respiratorias de la mitocondria resultan en un gran número de radicales libres y, en general, un medio en el que el daño oxidativo sobre el DNA propicia las mutaciones. Lo anterior tiene gran importancia biomédica y, para nuestros efectos, da cuenta de las altas tasas de mutación y sustitución observadas en este genoma.

Cuadro 2

Darwinismo y mutacionismo en la nueva síntesis

A comienzos del siglo XX, cuando se redescubrieron las leyes de Mendel y la naturaleza discreta de los alelos mendelianos clásicos (las arvejillas eran verdes o amarillas, sin intermedios, y los alelos mantenían su identidad a través de la herencia), los genetistas creyeron que esa discontinuidad entraba en flagrante contradicción con el darwinismo, que insistía en la evolución lenta y gradual. Surgió así el mutacionismo, como una corriente de pensamiento evolucionista que pensaba que el proceso estaba fundamentalmente dictado por la naturaleza de las mutaciones.

Los trabajos de Fisher, Haldane, y Wright, entre otros, se ocuparon de asimilar el mendelismo a la teoría de la evolución de Darwin. Así, el aparente conflicto fue resuelto al reconocer que el proceso evolutivo consta de dos etapas: 1) La génesis de la variación reside en el proceso mutacional, cuya diversidad ha sido comprendida de modo creciente desde esa época hasta nuestros días. 2) El destino de dicha variación que se define en el juego genético-poblacional que incluye, por lo pronto, al proceso darwinista de la selección natural, pero también otros como la deriva genética. Fisher, particularmente, explicó de qué modo caracteres fenotípicos continuos, como la altura o la masa corporal, pueden tener sus bases genéticas en loci mendelianos discretos. La solución, que no consideraremos en detalle en este momento, reside en reconocer que un carácter continuo puede reflejar los efectos acumulativos de variación genética discreta en numerosos genes, cada uno de pequeño efecto.

En una celebrada polémica que tuvo lugar en la época de gestación de la teoría sintética, Ronald Fisher y Sewall Wright discreparon sobre la importancia de la deriva genética. Es que Wright, sin desconocer el papel de la selección natural, insistía en que la deriva genética cumplía también un papel importante. Esta visión fue la semilla de la teoría neutralista de la evolución molecular, que Motoo Kimura desarrolló en las décadas de 1960 y 1970.

Cuadro 3

Mutaciones en los microsatélites

La alta variabilidad de este tipo de loci se debe a su gran mutabilidad. Las tasas de mutación varían según el motivo de repetición y de otros factores, pero en general son del orden de 10^{-4} o 10^{-3} por alelo y por generación, en contraste con las mutaciones puntuales, que en el genoma nuclear se caracterizan por tasas de varios órdenes de magnitud menores.

Al mismo tiempo, la alta variabilidad y el peculiar tipo de mutación de los microsatélites genera amplio espacio para la aparición recurrente de alelos idénticos por su estado (igual número de repetidos) pero de diferente origen, lo cual introduce ruido al igualar variantes de origen dispar. Usando el número de repetidos para identificar a los alelos, es esperable encontrar historias mutacionales como las siguientes en una población:



En este ejemplo vemos que el alelo "100," por lo pronto, ha surgido al menos tres veces, de modo que su presencia en varios individuos no indica que lo han heredado de un ancestro común en alguna generación precedente.

El problema se minimiza en el análisis de parentesco al ampliar el número de loci (para no basar las inferencias en un único locus) y teniendo en cuenta cierta probabilidad de mutación entre individuos emparentados.

Pero para estudios de la dinámica de la población en general, o de variación geográfica, es decir estudios en los que la escala de tiempo considerada es mayor al simple paso de progenitores a descendientes, el ruido introducido por la mutabilidad y convergencia a alelos de idéntico estado (número de repetidos) se vuelve importante.

Un modelo que intenta abordar este caso, pero que no desarrollaremos aquí, es el llamado modelo de mutación por pasos ("stepwise"). En este modelo, un alelo tiene una probabilidad mayor de mutar a un alelo del que difiere solamente por un repetido. Una versión simple del modelo permite solamente cambios de este tipo. En versiones más flexibles, las probabilidades de transición son función inversa del número de repetidos en que difieren dos alelos.

Resulta evidente que los microsatélites no se ajustarán bien a modelos más sencillos, como el de alelos infinitos.

Cuadro 4

Sesgo mutacional: diferencias entre los sexos

En un muy recomendable artículo de revisión, Crow (2000) da cuenta de cómo, ya en la década de 1940, J. B. S. Haldane propuso que el patrón de aparición de la hemofilia, una enfermedad determinada por factores localizados en el cromosoma X, implicaba una tasa mayor de mutación en hombres que en mujeres. Esta temprana observación ha sido confirmada en un número importante de enfermedades.

El patrón de mutación, sin embargo, es complejo y muestra importantes variaciones. La tendencia general es que las mutaciones puntuales parecen estar sesgadas y ocurrir con mucha mayor frecuencia en hombres que en mujeres. Ello está ligado, en varios casos, a la edad, es decir que las mutaciones puntuales son más frecuentes en los hombres a medida que aumenta su edad, lo que no ocurre en las mujeres.

En claro contraste con esta tendencia, las alteraciones cromosómicas (algunas biendocumentadas) tienen mayor frecuencia y también aumentan con la edad en las mujeres. El caso mejor conocido es la trisomía del cromosoma 21, que causa el síndrome de Down. Otros tipos de cambios, como las deleciones, no muestran relación con la edad, aunque sí aparecen con mayor frecuencia en mujeres.

Algunos ejemplos citados por Crow (2000) ilustran estas tendencias. En la distrofia muscular de Duchenne, el 93% de las mutaciones puntuales aparecen primero en espermatozoides, mientras que el 87% de las deleciones son de origen materno.

Recordemos las diferencias principales en la línea germinal, que da lugar a los gametos en cada sexo. En el sexo masculino la espermatogénesis se basa en la multiplicación continua de las células basales en la edad adulta. Por una parte, esta multiplicación genera gonias¹ que sufren las sucesivas mitosis y las dos divisiones meióticas para producir los gametos; y por otra, células basales que persisten como sustrato del ciclo. Como consecuencia, las gonias producidas a edades mayores provienen de células basales que han sufrido un mayor número de divisiones mitóticas, lo que sugiere que cada división ofrece cierta probabilidad de observar una mutación puntual, y que por lo tanto las mutaciones puntuales aumentan con la edad del hombre.

La producción de gametos en el sexo femenino sigue un curso diferente. Luego de un número limitado de mitosis a partir de las células germinales primordiales, se produce la primera división meiótica de la ovogénesis. Los oocitos permanecen en este estado hasta la fecundación, que desencadena la segunda y última división meiótica. Podemos presumir, entonces, que el menor número de divisiones reduce la ocurrencia de mutaciones puntuales, mientras que la detención de la ovogénesis luego de la primera división meiótica podría producir una mayor probabilidad de cambio cromosómico.

Para la genética de poblaciones es importante comprender, entonces, que las tasas de mutación de diferentes clases de cambios serán distintas. Más aún, cuando intentamos comprender la evolución de un locus cualquiera en términos de mutaciones puntuales, y hablamos de su tasa (única) de mutación, ella será algún tipo de promedio de un gameto típico. De algún modo, esta tasa de mutación promediará las diferencias entre los sexos y los efectos de la edad. Asimismo, será conveniente evitar también aglomerar tipos muy diferentes de mutaciones, como los cambios puntuales y las deleciones, bajo una misma tasa de mutación.

Analicemos brevemente por qué nos parece aceptable ignorar la diferencia en tasas de mutación entre los sexos, y agruparlas en una única tasa de mutación para los cambios puntuales, y en cambio tenderemos a no aceptar la consideración indistinta de mutaciones puntuales y deleciones. Centramos nuestra atención en cambios no ligados a los cromosomas sexuales, al igual que lo hemos hecho en toda nuestra exposición, en el entendido que los genes ligados al sexo pueden, con los ajustes debidos, atenderse en modo análogo a los autosómicos.

En el caso de las mutaciones puntuales, ellas ocurrirán con mayor probabilidad en hombres que en mujeres. Pero serán transmitidas igualmente a ambos sexos, de modo que su destino en la población se independizará rápidamente del sexo de sus portadores. En cambio, no distinguir entre mutaciones puntuales y otro tipo de cambios en el DNA implica realmente mezclar dinámicas evolutivas muy diferentes. La probabilidad de una mutación puntual puede depender de varios factores, pero todo ello se puede tener en cuenta en detalle o promediarse en una tasa única como aproximación razonable.

1 Las gonias son células diploides especializadas en diferenciarse para dar lugar a los espermatozoides (en el caso de las espermatogonias) y ovocitos (en el caso de las ovogonias).

Cuadro 5¹

Ejercicio de Hardy-Weinberg

Un estudio de 1000 individuos en Inglaterra observó las frecuencias genotípicas para el gen del grupo sanguíneo NM que se presentan a continuación. Completar las tablas calculando: a) las frecuencias de los alelos N y M; b) las frecuencias absolutas esperadas, según el equilibrio Hardy-Weinberg, para cada genotipo.

Genotipos	Frecuencias genotípicas absolutas observadas	Frecuencias genotípicas absolutas esperadas
MM	298	
MN	489	
NN	213	
Muestra total	1000	1000

Frecuencia estimada del alelo M =

Frecuencia estimada del alelo N =

1 Ejemplo tomado de Hartl y Clark (1997).

1 Universidad de la República, Uruguay

2 No todas las variantes fenotípicas que observamos son diferentes genéticamente. Las diferencias podrían deberse a plasticidad fenotípica.

3 Debido a la degeneración del código genético, algunas mutaciones nucleotídicas codifican para el mismo aminoácido y no tendrían, al menos en principio, consecuencias para el organismo. Sin embargo, hay autores que defienden la idea de que estos cambios “sinónimos” no serían totalmente neutros. Asimismo, hay zonas del genoma cuya función todavía se desconoce.

4 Hay una tendencia general, y en particular en este capítulo, a explicar conceptos generales con ejemplos del genoma humano, debido a la gran cantidad de información que se tiene y al interés que despierta el comprender los procesos que ocurren en nosotros mismos. Estos conceptos son aplicables al resto de la diversidad biológica, con las variantes propias de cada caso.

5 Mediante la técnica de PCR (“Polymerase Chain Reaction”) es posible sintetizar *in vitro* millones de copias de un fragmento determinado del genoma, para luego analizarlo por secuenciación u otras técnicas.

6 La secuenciación de proteínas comenzó en la década de 1950, es decir antes que se generalizase el uso de la electroforesis de proteínas. Sin embargo, los principales usos tempranos de la secuenciación de proteínas en evolución fueron a escala filogenética, porque la secuenciación era demasiado laboriosa y costosa como para ser aplicada a nivel poblacional.

7 Oligonucleótidos, también llamados cebadores o partidores, que se asocian a regiones del DNA blanco y funcionan como iniciadores en la reacción de PCR.

8 Equilibrio entre diferenciación local por deriva genética e ingreso de variación por migración.

9 Usamos el término “delección” como una traducción libre de “deletion”, que significa remoción.

10 Además de su mayor tasa de mutación, el genoma mitocondrial presenta una tasa de evolución mayor que el genoma nuclear debido a que su tamaño poblacional efectivo es cuatro

veces menor, por ser haploide y de herencia uniparental.

11 El proceso de sustitución tiene básicamente dos componentes: la mutación y la fijación. Esta última determina que la mutación que surge se fije en la población. Bajo neutralidad, $k = 2N \mu$ $1/2N$, donde k es la tasa de sustitución, N el tamaño poblacional ($2N$ el número de alelos de un locus diploide autosómico) y μ la tasa de mutación. La cantidad de nuevas mutaciones será el número de alelos disponibles por la tasa de mutación, y la probabilidad de fijación es igual a la frecuencia inicial de la misma, es decir $1/2N$; por tanto, $k = \mu$.

12 La palabra "transición" se usa aquí en un sentido general de pasaje de un estado inicial a otro cualquiera. Como se ha visto anteriormente, a nivel de DNA, llamamos también "transición" a un cambio de purina a purina o de pirimidina a pirimidina, y "transversión" a un cambio de purina a pirimidina o viceversa.

13 Una cadena de Markov es una serie de eventos, en la cual la probabilidad de que ocurra un evento depende exclusivamente del estado en que se encuentra la cadena. En el caso de un sitio en el DNA, podemos pensar que puede presentarse en cuatro estados, uno para cada clase de nucleótido. El proceso de mutación se puede entender como una cadena de Markov si solamente necesitamos saber el estado de la cadena en el tiempo t (qué nucleótido ocupa el sitio) para saber qué probabilidad tiene de encontrarse en otro estado cualquiera (C, A, T, o G) en el tiempo $t+1$. La matriz de transición detalla, precisamente, las probabilidades de transición desde un estado cualquiera a cualquier otro, incluyendo el de "transitar" exactamente hacia el mismo estado. Una propiedad muy útil de las cadenas de Markov es que son procesos sin memoria, es decir, que la historia anterior de la cadena, que obviamente ha llevado a que se encuentre en cierto estado, no influya en su comportamiento más que en ese sentido trivial.

14 Tiempo generalizado reversible, es el modelo neutral más general.

15 Homocigosis u homocigosidad; Heterocigosis o heterocigosidad

Referencias

- Avice, J. C. 2004. Molecular Markers, Natural History and Evolution. Chapman y Hall, New York. Segunda edición.
- Gillespie, J. H. 1998. Population Genetic - A Concise Guide. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- Graur, D., y W. H. Li. 2000. Fundamentals of Molecular Evolution. Sinauer Assoc., Sunderland, MA.
- Hartl, D. L. 2000. A Primer of Population Genetics. Sinauer Assoc., Sunderland, MA.
- Hartl, D. L., y A. G. Clark. 1997. Principles of Population Genetics. Sinauer Assoc., Sunderland, MA.
- Provine, W. P. 1971. The Origins of Theoretical Population Genetics. Univ. of Chicago Press, Chicago.

VARIACIÓN GEOGRÁFICA. FILOGEOGRAFÍA

*Ella Vázquez-Domínguez, Tania Garrido-Garduño, Tania A. Gutiérrez-García y
Marco Suárez-Atilano¹⁶*

Introducción general a la filogeografía

La filogeografía parte de la idea de que la gran mayoría de las especies en la naturaleza exhiben cierto grado de estructura genética asociada con la geografía. Esta estructura puede ser muy compleja, como en especies que habitan áreas de fuerte actividad tecto-volcánica o paleoclimática, o de menor complejidad, como el caso de poblaciones con tasas altas de migración o cuyo aislamiento, hablando en tiempos geológicos, es relativamente reciente (e.g. última glaciación). Así, la estructura filogeográfica refleja la interacción entre los procesos demográficos y genealógicos con respecto a la dinámica de los procesos terrestres (geológicos o climáticos), por lo que se define como la disciplina que estudia los principios y procesos que gobiernan la distribución geográfica de los linajes genealógicos (Avise *et al.*, 1987, Avise 2000, 2008, Hickerson *et al.*, 2009). La filogeografía trabaja con los componentes históricos y filogenéticos de la distribución espacial de linajes de genes, que considera como ejes el tiempo y el espacio. Al comparar las relaciones evolutivas de los linajes con su distribución geográfica es posible entender mejor qué factores han influido en mayor medida en la distribución de la variación genética.

El estudio de la distribución geográfica de linajes genealógicos ha sido ampliamente usado para describir eventos históricos, como fragmentación de hábitat o expansión del rango de distribución de especies y poblaciones; eventos de migración, vicarianza o extinción de linajes génicos, así como otros procesos que afectan la estructura de las poblaciones o que causan especiación en un contexto espacial y temporal (Hardy *et al.*, 2002). Además, el estudio comparado de los patrones filogeográficos de varias especies o poblaciones codistribuidas permite plantear hipótesis sobre posibles eventos comunes; por ejemplo, de vicarianza o dispersión, así como para identificar las causas geológicas, ecológicas o etológicas que pudieron haber influido en ellos (Arbogast y Kenagy 2001, Zink 2002, Lanteri y Confalonieri 2003). A pesar de

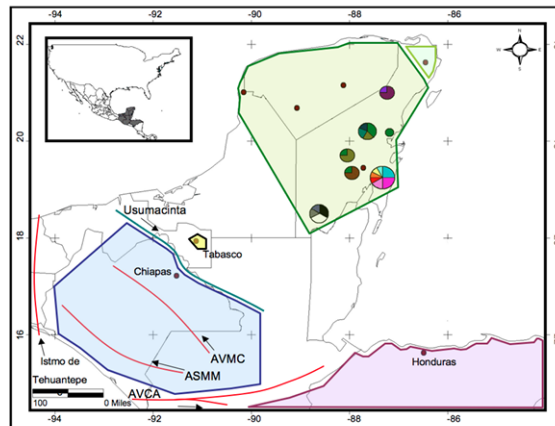
que la filogeografía se ha utilizado comúnmente como una herramienta para esclarecer patrones históricos y evolutivos entre poblaciones de una misma especie, las aproximaciones filogeográficas también pueden ser útiles para inferir procesos demográficos e históricos, como flujo génico, tamaño efectivo poblacional, secuencias de colonización, cuellos de botella y también para determinar fronteras entre especies e identificar unidades de conservación (Avice *et al.*, 1987, Avice 2000, 2008, Freeland 2005, Vázquez-Domínguez 2007b).

Ejemplos de estudios filogeográficos intraespecíficos son abrumadoramente abundantes (ver Hickerson *et al.*, 2009), por lo que hacer un recuento de estos se volvería interminable. Por ello, en esta primera parte describiremos sólo algunos con especies cuya distribución incluye o es exclusiva de México. A lo largo de las siguientes secciones de este capítulo se mencionan muchos ejemplos más de México y el mundo; encontramos estudios con vertebrados, sobre todo de mamíferos, como el que permitió la identificación de poblaciones estructuradas filogeográficamente dentro de una región específica, como el roedor *Ototylomys phyllotis*, endémico de México y Centro América, que presenta cinco grupos de poblaciones (haplogrupos) diferenciados; estos grupos se dividen de acuerdo con la distribución geográfica de los haplotipos (diferentes secuencias de DNA mitocondrial), la historia geológica y orográfica de la región (figura 1): la localidad más sureña, Honduras, es altamente divergente de las demás, patrón que se asocia con procesos históricos de la región, como el puente Panamá y el Gran Intercambio Biótico; otros grupos de haplotipos se separan a lo largo de barreras como cadenas montañosas (AVCA; ver figura 1), el Istmo de Tehuantepec y de ríos como el Usumacinta (Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez, datos sin publicar). Otros estudios filogeográficos incluyen especies de vertebrados de áreas con una gran cantidad de endemismos, como el estudio de Harris *et al.*, (2000) con *Peromyscus furvus*, un roedor de las zonas altas del centro de México y la Sierra Madre Oriental.

Utilizando 719 pb del citocromo b de ocho poblaciones, los autores determinaron la estructura genética a través de la distribución de la especie y calcularon el tiempo de divergencia de una de sus localidades. Observaron que la distancia genética de esta población es la más alta encontrada hasta ahora (incluso entre las poblaciones de otros roedores de la región) y que su divergencia pudo haber sucedido durante el Pleistoceno. Sugieren que con base en este gen mitocondrial existen cinco unidades evolutivamente significativas (ESU por sus siglas en inglés, Fraser y Bernatchez 2001) que deberán ser consideradas para el posterior manejo de la especie. También

comparan este estudio con otros de la zona, como los de *Peromyscus aztecus* (Sullivan *et al.*, 1997) y *Reithrodontomys sumichrasti* (Sullivan *et al.*, 2000).

Figura 1. Se muestran los haplotipos (frecuencias) de las localidades de estudio de *Ototylomys phyllotis* en el sureste de México y en Honduras (Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez, datos sin publicar). Las líneas muestran algunos complejos volcánicos (AVMC: Arco Volcánico Moderno de Chiapas, ASMM: Arco Sierra Madre del Mioceno, AVCA: Arco Volcánico Centro Americano): el río Usumacinta y el Istmo de Tehuantepec, que se identificaron como barreras que separan cinco grupos filogeográficos diferentes. Dichos grupos se muestran como áreas delimitadas con color.



En relación con la herpetofauna mexicana, estudios realizados con anfibios se pueden ejemplificar con el trabajo del sapo *Bufo valliceps*, que se distribuye desde la región centro de Veracruz, en el Golfo de México, hasta Centroamérica. Esta especie presenta un patrón de expansión sur-norte, donde el Istmo de Tehuantepec y la Faja Volcánica Transmexicana son las principales barreras geográficas que dividen a la especie en cuatro linajes genéticos o filogrupos (Mulcahy y Mendelson 2000, Mulcahy *et al.*, 2006). Otro ejemplo es el estudio de la rana *Pseudacris regilla*, que se distribuye en la península de Baja California y la costa oeste de Estados Unidos. En este trabajo se denotan las implicaciones que pueden tener los estudios filogeográficos en la taxonomía a nivel de especie, ya que esta rana presenta una separación en tres linajes haplotípicos altamente divergentes y congruentes con la identificación de subespecies geográficas, resultados que permiten reconsiderar el estatus de estos linajes como especies distintas (Recuero *et al.*, 2006).

En el caso de los reptiles, se destaca el estudio de la boa rosada *Lichanura trivirgata*, endémica de la región de Baja California y sur de Estados Unidos, donde Wood *et al.*, (2008) encontraron tres linajes haplotípicos resultado de la combinación de eventos vicariantes, como la formación del Golfo de California

y del Río Colorado, y de dispersión asociados a cambios climáticos en el sur de Arizona y la formación del desierto de Sonora. En otro ejemplo, donde se utilizaron dos marcadores moleculares, nuclear y mitocondrial, se encontró que la iguana negra *Ctenosaura pectinata*, endémica de la vertiente del Pacífico mexicano, está dividida en cinco linajes principales. Procesos orográficos, como la depresión del Balsas y la Faja Volcánica Transmexicana, definieron de manera importante dichos linajes o filogrupos (Zarza *et al.*, 2008). Aquí se denota la utilidad de la filogeografía para reconocer zonas de contacto secundario e hibridación, pues Zarza *et al.*, (2008) encontraron, además, que *C. pectinata* hibrida con otra especie, *C. hemilopha*, en la región de Nayarit.

El pájaro llamado matraquita, *Campylorhynchus rufinucha*, se distribuye en las selvas bajas de Mesoamérica, desde Colima, México, hasta el sur de Costa Rica, con una población disyunta en Veracruz. Esta especie presenta tres linajes filogeográficamente divergentes, dos separados por el Istmo de Tehuantepec y el tercero correspondiente a la población de Veracruz; sin embargo, la distribución de los haplotipos sugiere introgresión en el este del istmo, donde dicho contacto secundario se explica por eventos de expansión históricos (Cortés-Rodríguez *et al.*, 2008). Otro trabajo con aves muestra cómo la oropéndola *Icterus pustulatus*, que también tiene una distribución peculiar, que va desde el noroeste de Sonora, México, hacia el sur por el Pacífico hasta Costa Rica, con una población adicional en las islas Tres Marías, tiene un patrón filogeográfico poco común, con una estructura geográfica débil, lo que sugiere que ha pasado por una expansión poblacional reciente (Vázquez-Miranda *et al.*, 2009). Los autores sugieren también que las poblaciones insulares sean consideradas como especies diferentes.

También hay estudios con invertebrados, entre ellos los de parásitos, como el trabajo de Mejía-Madrid *et al.*, (2007) en la Meseta Central de México, con *Rhabdochona lichtenfelsi*, un nemátodo parásito específico de peces godeidos, donde se identificaron grupos filogeográficos asociados a diferentes cuerpos de agua que reflejan la distribución de las cuencas durante el periodo glacial reciente (Pleistoceno). La identificación de especies crípticas es también un resultado frecuente en estudios filogeográficos, los cuales corroboran que los caracteres morfológicos tradicionales pueden tener variación sustantiva intraespecífica, por lo que no es recomendable utilizarlos como caracteres diagnósticos de especies. En un estudio con el tremátodo *Crassicutis cichlasomae* se encontraron, con el uso de secuencias de DNA mitocondrial, ocho especies crípticas no identificadas previamente (Razo-Mendivil *et al.*, 2010). Finalmente, hay trabajos con plantas, como el trabajo con *Pinus strobiformis*, donde Moreno-Letelier y Piñero (2009) encontraron que este pino

presenta una marcada estructura filogeográfica a lo largo de todo su rango de distribución, con dos grupos principales separados por el desierto de Chihuahua. Asimismo, el género *Abies*, con cuatro especies cercanamente relacionadas en el sur de México y Guatemala, presenta una historia filogeográfica que muestra que las especies comparten un ancestro común reciente y que el Eje Volcánico Transversal ha sido una barrera importante asociada a su diversificación (Jaramillo-Correa *et al.*, 2008).

Marcadores moleculares en filogeografía

El acelerado desarrollo de técnicas moleculares en general, así como del conocimiento de la molécula de DNA mitocondrial (DNAMt) en particular, han contribuido significativamente a la consolidación de los análisis filogeográficos. Entre las características moleculares que hacen especial al DNAMt encontramos que es una molécula circular covalentemente cerrada de tamaño pequeño (ca. 16-20 kilobases), conformada por un total de 37 genes (13 RNA mensajeros, 2 RNA ribosomales y 22 RNA de transferencia), además de una región conocida en vertebrados y equinodermos como región control (ca. 1 kb) o d-loop (fragmento más pequeño dentro de la región control misma), que controla la replicación y transcripción en la molécula con una tasa excepcionalmente alta de sustitución y de polimorfismos en muchos taxones (para una descripción detallada del DNAMt ver Brown 1985, Wainscoat 1987, Lunt *et al.*, 1998).

Las propiedades más interesantes en términos filogeográficos, y particularmente del DNAMt en animales, son su alta tasa de evolución (sustitución) a nivel de secuencias de nucleótidos, su prácticamente nula recombinación, su gran variación intraespecífica y, lo más importante, su herencia estrictamente materna (con muy escasas excepciones). El DNAMt de plantas, que codifica grupos similares de genes, y localizado también en el citoplasma, no está regido por las mismas reglas que el DNAMt animal, ya que evoluciona de manera rápida con respecto al orden de los genes, pero despacio en secuencias nucleotídicas (Palmer 1990). El DNA de cloroplasto (DNACp) ha sido la opción más exitosa para desarrollar estudios filogeográficos con plantas (Soltis *et al.*, 1992), aunque con problemas como la posibilidad de tener herencia biparental en algunos taxones y tasas de evolución de moderadas a bajas. Todo esto, además del gran número de oligonucleótidos (*primers*) mitocondriales universales en animales, ha tenido como consecuencia que los estudios filogeográficos de animales hayan quintuplicado históricamente los de plantas.

Sin embargo, el uso de DNAMt representa problemas que hay que tener en

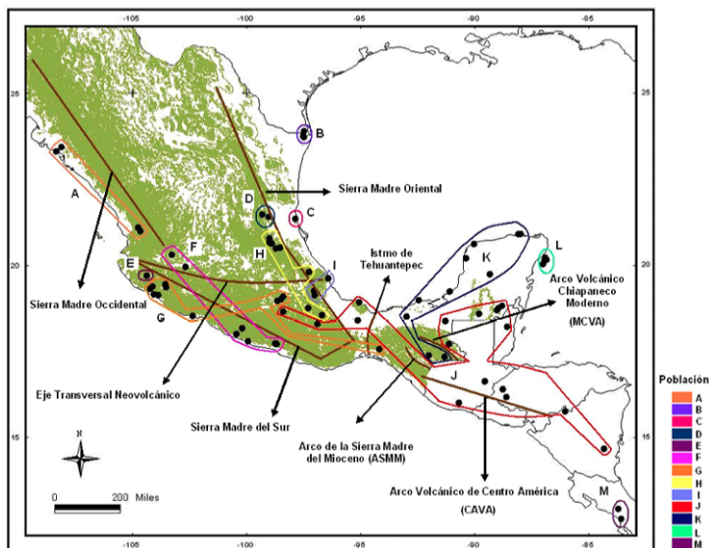
cuenta: dado que implica un único locus, tiene limitaciones en cuanto a la reconstrucción de historias poblacionales, sobre todo si ese locus ha estado sujeto a selección o algún otro proceso, o si el DNAm_t pasó recientemente de una especie a otra por hibridación. También hay que considerar su alta sensibilidad a cuellos de botella y la posibilidad de que su herencia materna dé como resultado una reconstrucción incompleta de la historia poblacional si hembras y machos tienen patrones de dispersión diferentes (Avice 2000, Freeland 2005). La forma más adecuada de probar si una genealogía de DNAm_t refleja correctamente la historia es evaluar su concordancia con genealogías inferidas con regiones de DNA en otros genomas: en plantas se comparan normalmente con plástidos (orgánulos limitados por membrana que se encuentran solamente en las células de plantas y algas) y regiones nucleares, mientras que en animales sólo es posible con loci nucleares, lo cual conlleva ciertos problemas, sobre todo porque la posibilidad de recombinación implica que diferentes partes de un mismo locus pueden tener diferente historia evolutiva; sin embargo, en un buen número de estudios filogeográficos con genes nucleares también se ha encontrado que la recombinación no es necesariamente un problema insalvable (Hare 2001, Husmeier y Wright 2001).

Por otro lado, dados los cientos o miles de moléculas de DNAm_t que tiene un individuo, la heteroplasma (presencia de dos o más haplotipos mitocondriales dentro de una misma célula) parecía un problema potencial en estudios filogeográficos. Contrario a lo esperado, se sabe que los casos de heteroplasma son mínimos y no representan un problema en estudios rutinarios con DNAm_t en animales; por el contrario, se reconoce que está la posibilidad de efectos de cambios homoplásicos (caracteres similares pero no derivados de un ancestro común) en estudios con DNAm_t; por ejemplo, cambios paralelos o convergentes en sitios de restricción, sobre todo en términos de ambigüedad en la construcción de los árboles o redes de haplotipos. Cabe mencionar que no sólo existen hoy en día formas de evaluar y lidiar con la homoplasia (ver Templeton 1983), sino que los problemas aquí señalados cuando se usa DNAm_t son actualmente fáciles de identificar por la gran experiencia acumulada a través de los múltiples estudios filogeográficos publicados (para una lista de ejemplos en animales ver Vázquez-Domínguez 2007b y en plantas Eguiarte *et al.*, 2007), así como el impresionante desarrollo que han tenido los métodos de análisis (extensa revisión en Emerson *et al.*, 2001, Hare 2001, Posada y Crandall 2001, Knowles y Maddison 2002, Hey y Machado 2003, Templeton 2004, Posada *et al.*, 2006, Eguiarte *et al.*, 2007).

Finalmente, cada vez más estudios filogeográficos que utilizan genes nucleares lo hacen secuenciando fragmentos del genoma nuclear a partir de

secuencias específicas como los microsatélites y, también recientemente, polimorfismos de nucleótidos únicos (single nucleotide polymorphisms, SNPs) de múltiples loci (Brumfield *et al.*, 2003). Estudios que han utilizado específicamente microsatélites para realizar evaluaciones filogeográficas han podido determinar grupos filogeográficos diferenciados en roedores, como el de Garrido-Garduño (2010) que encontró diferentes grupos concordantes con las formaciones montañosas de México y Centroamérica en el roedor *Oryzomys couesi*, muchos de los cuales coinciden, además, con algunas de sus subespecies (figura 2). Por otro lado, hay trabajos que han combinado marcadores, por ejemplo microsatélites y DNAm, como el estudio de Brakeer y Heckel (2009) con el topillo campesino (*Microtus arvalis*). Los análisis filogeográficos que realizaron los autores mostraron cuatro eventos de colonización de esta especie, además de discrepancias entre marcadores a nivel individual, principalmente en las zonas de contacto; ellos concluyeron que el uso de ambos marcadores permite determinar con detalle los diferentes eventos de colonización y diferenciar entre procesos históricos y procesos recientes.

Figura 2. Localidades de colecta de *Oryzomys couesi* en México y Centroamérica (tomado de Garrido-Garduño 2010). Con líneas de color se denotan trece poblaciones genética y filogeográficamente diferentes, y con líneas café (y nombres con flecha) se indican las principales cordilleras montañosas de la región. En sombreado verde se visualiza la topografía de México.



Demografía y coalescencia

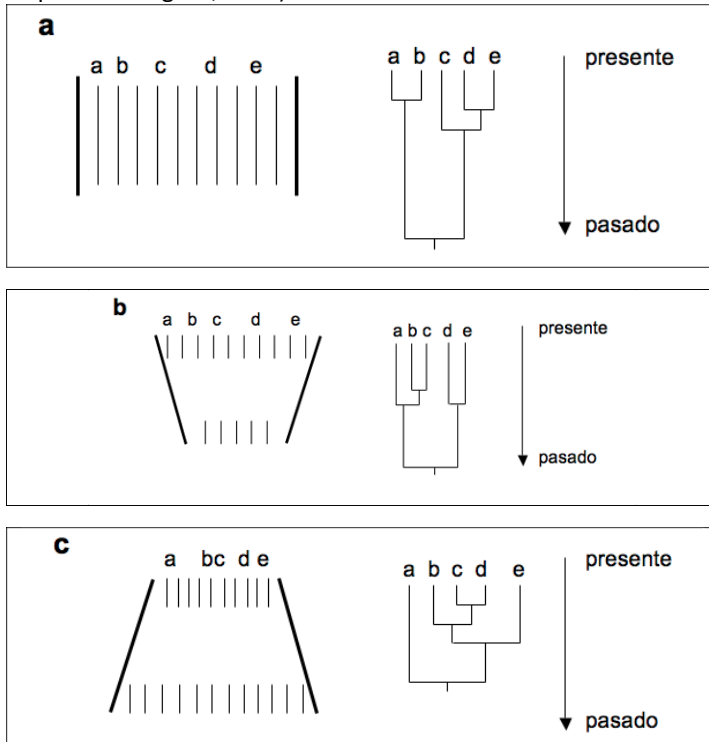
A lo largo de generaciones, en una población de tamaño constante bajo

neutralidad, surgen de forma permanente nuevos alelos por mutación, y otros se pierden por deriva génica, de tal forma que todos los alelos de un gen en una generación derivan de (o coalescen hacia) un único alelo ancestral. Es importante entender que es posible hacer inferencias de eventos pasados porque la mayoría de las mutaciones ocurren en un único punto en el tiempo y el espacio. De esta forma, al ver hacia atrás en el tiempo, los haplotipos de DNAm, o de cualquier gen nuclear (DNAn), eventualmente coalescen hacia el ancestro común más reciente (ACMR). Se puede identificar el ACMR utilizando la coalescencia que, a partir de la teoría matemática desarrollada por Kingman (1982), permite describir la genealogía de genes neutrales hacia atrás en el tiempo (para una revisión amplia ver Hudson 1990, 1998). Si aplicamos la coalescencia a las secuencias de múltiples alelos de un locus particular, se pueden describir las historias evolutivas de esos alelos al rastrear hacia atrás el punto en el cual coalescen (se unen). Así, los procesos de coalescencia en poblaciones naturales “garantizan” las conexiones filogenéticas entre genotipos dentro de una especie, vía sendas verticales de descendencia. La teoría de coalescencia moderna es la forma de evaluar los procesos de ramificación de árboles genealógicos (Hudson 1990, 1998, Nordborg 2000).

Aunque la teoría es complicada, el concepto general de coalescencia es relativamente sencillo: líneas matrilineales semejantes a un *pedigree* (ver figura 3) muestran cómo, partiendo de información del presente (haplotipos diferentes), es posible trabajar hacia atrás en el tiempo (n número de generaciones) para reconstruir la historia de linajes genéticos (n número de individuos) dentro de una población en particular. De los tres linajes que se muestran en oscuro en la figura 3, los haplotipos A y B coalescen más o menos recientemente, mientras que el ACMR de los tres linajes ocurrió mucho antes. Eventualmente, todos los alelos dentro de cualquier población (sin considerar migrantes recientes) deberán coalescer a un único alelo ancestral; sin embargo el tiempo que haya tenido que transcurrir dependerá de múltiples factores, pero principalmente del tamaño efectivo de la población (N_e). La relación entre el tiempo de coalescencia y el tamaño poblacional es directa, porque la probabilidad de que un par de secuencias coalescan en un punto (histórico) está en función del tamaño de la población, y mientras más pequeño sea éste, más rápidamente coalescerán.

Figura 3. Relación evolutiva (genealógica) de cuatro haplotipos (individuos) dentro de una población. Los linajes de los haplotipos se pueden rastrear hacia atrás en el tiempo y así identificar eventos coalescentes que sucedieron en diferentes tiempos (t_1 y t_2). Por ejemplo, los haplotipos A y B tienen su ancestro común más reciente (ACMR) dos generaciones atrás (primer evento coalescente, ancestro señalado con un asterisco), mientras que el ACMR de los

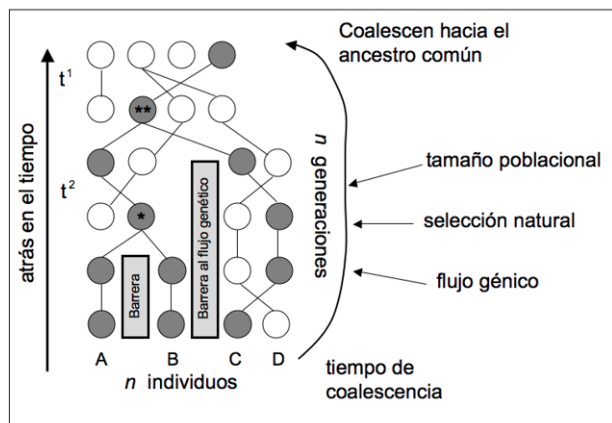
haplotipos A, B y C (doble asterisco) se da cuatro generaciones atrás (segundo evento coalescente). Barreras físicas u otras cualesquiera que limiten el flujo génico entre individuos o poblaciones, además de características como tamaño poblacional, selección natural y flujo génico, determinan en gran medida los patrones de coalescencia (tomado de Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009).



Si una población tiene un tamaño constante de N_e y los individuos dentro de la población tienen reproducción aleatoria durante cada generación, la probabilidad de que dos haplotipos diferentes ‘elijan’ al mismo ‘padre’ (haplotipo ancestral) en la generación inmediata anterior y coalescan es $1/2N_e$ para un locus nuclear diploide y, en la mayoría de los casos, $1/N_e$ para DNAm (N_{ef} es el tamaño efectivo de hembras de la población). Asimismo, la probabilidad de que elijan padres diferentes (*i.e.* no coalescan) es de $1 - 1/2N_e$ y $1 - 1/N_e$. El tiempo de coalescencia promedio de todos los haplotipos en una población es $4N_e$ y N_e generaciones, para genes diploides y mitocondriales respectivamente. Si consideramos que en las poblaciones naturales los factores demográficos (e.g. tasa de fecundidad, tasa de mortandad, etc.) determinan los tamaños poblacionales, se entiende que hay una intrincada relación entre demografía y la filogenia de genes, de manera que las variables demográficas son factores decisivos que gobiernan la profundidad, la forma y los patrones demográficos de los árboles de genes. Al mismo tiempo, demografía, filogenia y coalescencia se relacionan íntimamente de manera que la demografía

determina la dinámica de los procesos de ramificación y coalescencia de linajes, como se puede apreciar en la figura 4: es posible inferir cambios históricos del tamaño poblacional a partir de secuencias de poblaciones actuales, y combinando la información de árboles filogenéticos y genealogías es posible determinar si la población se ha mantenido relativamente constante (figura 4a), o si por el contrario hubo un crecimiento (figura 4b) o decremento (figura 4c) exponencial. Una excelente revisión sobre demografía y filogeografía se puede consultar en Avise (2000). Se sabe que el tiempo de coalescencia se ve afectado no sólo por N_e , sino por factores como fluctuaciones del tamaño poblacional, selección natural e inmigración, entre otros. Por ello, modelos matemáticos y estadísticos basados en la teoría de coalescencia deben considerar diversos parámetros demográficos, evolutivos y ecológicos (Nordborg 2000).

Figura 4. Genealogías hipotéticas de tres poblaciones con sus árboles filogenéticos correspondientes: (a) población de tamaño constante, (b) población con crecimiento exponencial y (c) población con decremento exponencial. En los tres casos las poblaciones actuales son todas del mismo tamaño ($n = 10$), en las cuales se revelan cinco haplotipos (a, b, c, d, y e). Las diferencias en la topología de los árboles son resultado de la selección (muestreo) de haplotipos de poblaciones con dinámicas diferentes (ver Emerson et al., 2001) (tomado de Vázquez-Domínguez et al., 2009).



La coalescencia, junto con análisis demográficos históricos, puede ayudar a determinar la presencia de periodos de expansión o reducción poblacional. Ejemplo de ello son los estudios en los que se determina el tiempo pasado desde el ancestro común más reciente, en los que además se identifica el comportamiento del tamaño de la población a través del tiempo, como el trabajo con modelos de evolución humana de Templeton (2002). En este caso el autor comparó los patrones de distribución histórica de las poblaciones

humanas de acuerdo con varios genes nucleares y mitocondriales (recordemos que cada gen tendrá diferente tiempo de coalescencia esperado según su forma de herencia). Realizó ajustes en los cálculos de tiempo de divergencia para cada gen a partir de nueva evidencia y pudo identificar varios eventos de expansión poblacional a partir de África, así como la dirección de dichas expansiones (ya sea hacia Asia o el Pacífico). Además, describió los procesos asociados con dichos eventos como aislamiento por distancia, patrones de flujo génico y expansión a través de áreas continuas o discontinuas, y determinó el momento en que posiblemente ocurrieron. También es posible determinar los efectos de procesos vicariantes en la distribución de la estructura genética de poblaciones y especies (Smith *et al.*, 2000).

Métodos de análisis

Métodos basados en árboles

Los métodos moleculares actuales permiten no sólo la estimación de las frecuencias alélicas, sino también establecer las relaciones genealógicas entre estos alelos, con lo cual es posible considerar el flujo génico histórico y la fragmentación de poblaciones más detalladamente, ya que se pueden comparar las relaciones evolutivas de los linajes genéticos con su ubicación geográfica (Freeland 2005, Vázquez-Domínguez *et al.*, 2009). Asimismo, se han desarrollado métodos para examinar el efecto de los patrones históricos de migración y dispersión sobre la distribución de genes, los cuales integran la información genealógica y de distribución para hacer inferencias sobre los patrones históricos de flujo génico (e.g. Hudson 1990, Templeton *et al.*, 1995, Avise 2000, Cruzan y Templeton 2000, Templeton 2004). Además, como actualmente se pueden utilizar datos de secuencias de DNA y representarlos en un árbol de alelos o haplotipos, se tiene tanto la escala geográfica como la temporal (tiempo evolutivo).

En filogeografía se pueden aplicar los mismos algoritmos que se emplean para reconstruir árboles de especies o taxones superiores; sin embargo, en el caso particular de la filogeografía, las OTUs (Unidades Taxonómicas Operacionales) del árbol filogenético son los haplotipos, por lo que se obtiene un árbol de genes, definido como un diagrama ramificante que describe el patrón de ancestría entre secuencias homólogas de DNA de diferentes individuos de una población o una especie (Hey y Machado, 2003), donde las ramas de diferentes longitudes expresan la cantidad de cambio evolutivo (en términos, por ejemplo, de número de pasos mutacionales y número de sustituciones). Aunque los árboles de genes que describen el patrón de ancestría del DNA de una población son diferentes de los árboles filogenéticos,

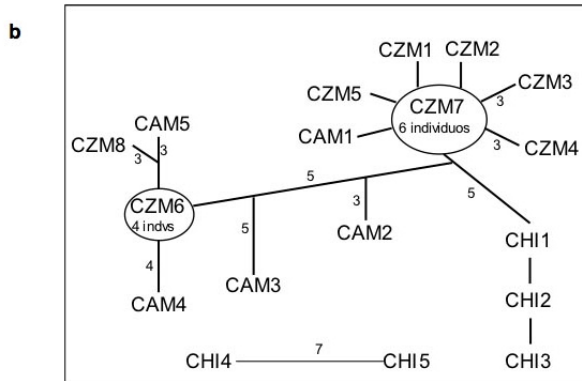
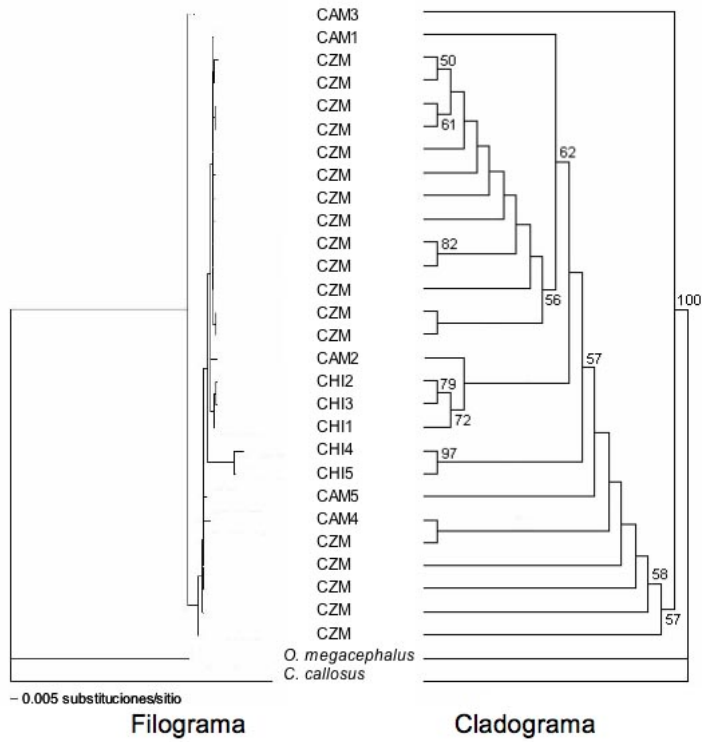
que se refieren al patrón de ancestría de un taxón; los primeros pueden analizarse con los métodos filogenéticos tradicionales como parsimonia, o aquellos que involucran distancias genéticas o la posibilidad de aplicación de modelos evolutivos específicos, como *neighbor-joining*, mínima evolución, máxima verosimilitud y métodos bayesianos. A través de estos análisis filogenéticos es posible determinar filogrupos diferentes (ver Vázquez-Domínguez *et al.*, 2009), así como estimar tiempos de divergencia, información que es de vital importancia en filogeografía. Hay variada literatura que se puede revisar para profundizar sobre métodos filogenéticos; en particular, sobre su aplicación en filogeografía, ver Freeland (2005), Hawkins (2006), Kelchner y Thomas (2006), Eguiarte *et al.* (2007) y Vázquez-Domínguez *et al.* (2009).

En estudios filogeográficos se utilizan con mayor frecuencia métodos de reconstrucción filogenética que consideran la coalescencia y que, a diferencia de los árboles bifurcados tradicionales, permiten describir las relaciones evolutivas en forma de árboles multibifurcantes, en los cuales un único haplotipo puede dar origen a muchos haplotipos creando lo que se conoce como 'redes', particularmente como redes mínimas de haplotipos (conexiones entre haplotipos dadas por el mínimo número posible de mutaciones entre ellos). Un ejemplo del tipo de información que se puede obtener al emplear estos métodos filogenéticos, como redes mínimas, se describe en el trabajo de Vázquez-Domínguez *et al.* (2010), quienes evaluaron la filogeografía del roedor *Oryzomys couesi* en el sureste de México y encontraron que el origen de la población de la isla Cozumel (*O. couesi cozumelae*) ocurrió a partir de la migración de *O. couesi* proveniente de la península de Yucatán. La presencia de dos grupos separados de muestras de Cozumel en la red sugiere también la posibilidad de varios eventos de colonización continente-isla (figura 5). Se evidenció, además, que en Cozumel hubo una rápida expansión que se aprecia en la red mínima por la forma de estrella que parte del haplotipo más común (figura 5b). Métodos de construcción de redes y de análisis de las mismas (e.g. Análisis de Clados Anidados) se pueden revisar en la amplia literatura de Templeton (Templeton 1983, 1998, 2004, 2008, 2009, Templeton *et al.*, 1992, 1995, Templeton y Sing 1993) y de otros programas de cómputo (Clement *et al.*, 2000, Posada *et al.*, 2000, 2006, Excoffier *et al.*, 2005, Panchal 2007), así como revisiones y críticas (Knowles y Maddison 2002, Petit 2008, Templeton 2009, y referencias incluidas).

Los métodos gráficos basados en árboles tienen limitantes, una de las más importantes es que la mayoría de las historias demográficas dan como resultado árboles de genes que varían de manera importante en cuanto a

topología y longitud de ramas, varianza conocida como varianza estocástica. Dicha varianza está asociada a la variación inherente observada en las historias genealógicas obtenidas con diferentes genes (e.g. nucleares versus mitocondriales), que puede dar como resultado historias diferentes para una misma población. Otro problema de los métodos basados en árboles es que están limitados por la forma de estimación del árbol de genes y no siempre se puede asegurar que represente la verdadera historia de la población; por ejemplo, debido a mutación recurrente en el DNAm o por recombinación en genes nucleares (Hey y Machado 2003). Para lidiar con estas limitantes se ha hecho cotidiano, por un lado, el uso de diferentes análisis en un mismo estudio (por ejemplo, métodos filogenéticos junto con clados anidados y estimadores de genética de poblaciones y estructuración genética), y por otro, ha motivado el desarrollo de otros métodos directamente enfocados a descifrar las historias demográficas de las poblaciones, ya sean gráficos basados en coalescencia, matemáticos basados en estadísticos de resumen demográfico, modelos estadísticos basados en coalescencia y métodos de resumen, conocidos como filogeografía estadística (Knowles y Madisson 2002, Hickerson *et al.*, 2010).

Figura 5. (a) *Árbol de neighbor-joining* de individuos de *Oryzomys couesi* de Cozumel (CZM), Campeche (CAM) y Chiapas (CHI). Valores de bootstrap (> 50%) sobre las ramas. (b) Red mínima de haplotipos de los individuos de *O. couesi*; los números a los lados de las líneas que unen haplotipos corresponden al número total de pasos mutacionales; donde no se indica un número implica un solo paso mutacional (tomado de Vázquez-Domínguez *et al.*, 2010).



Métodos gráficos basados en coalescencia

Estos son métodos basados en modelos demográficos que permiten observar diferentes parámetros de genética de poblaciones inferidos en diferentes escenarios (e.g. recombinación, subdivisión de las poblaciones y/o tamaño poblacional variable) utilizando coalescencia (Drummond *et al.*, 2005):

Gráficas de linajes a través del tiempo (LTT por sus siglas en inglés): con

análisis de coalescencia se ha demostrado que secuencias homólogas de una población contienen información sobre su historia demográfica. Cuando dichas secuencias se analizan a través de un árbol genealógico, cada nodo interno corresponde, por definición, a un evento de coalescencia, de lo que se pueden inferir cambios históricos en el tamaño poblacional a partir de la distribución temporal de los nodos en la genealogía (cuadro 1).

Gráficas de líneas del cielo (skylines): infieren los parámetros genéticos de la genealogía (no de los datos de la secuencia) utilizando un modelo demográfico flexible. En las gráficas skyline, generalizadas o no, se utiliza el tamaño efectivo de la población (N_e) en lugar de los eventos coalescentes, por lo que son más fáciles de interpretar que los LTT (cuadro 1).

Estadísticos de resumen

Según Excoffier y Heckel (2006), los estadísticos de resumen son estadísticos descriptivos que compendian los patrones de diversidad genética. Estos esquemas para analizar secuencias de DNA se desarrollaron a partir de modelos neutrales (sin selección natural) previamente al advenimiento de las secuencias y la coalescencia, y son directamente intercambiables. Los estadísticos de resumen más utilizados en filogeografía se enfocan en la tasa de mutación poblacional (cuadro 2). Hay otras formas, por ejemplo la conocida como 'distribución *mismatch*', que es un procedimiento basado en distancias genéticas (Rogers y Harpending 1992) que permite comparar si la distribución observada del número de sitios polimórficos (S) o del número promedio de diferencias pareadas entre las secuencias (k) en la población de estudio es estadísticamente diferente a la esperada bajo la hipótesis de crecimiento poblacional.

La principal limitante de estos estadísticos de resumen es que hacen uso sólo de una parte de la información posible, ya que no consideran la estructura genealógica de los datos; además, dependen del modelo demográfico que se elige como al que mejor se ajustan los datos empíricos y sólo existe un número determinado de modelos que pueden evaluarse estadísticamente.

Filogeografía estadística

Para lidiar con las limitantes de los estadísticos de resumen, se ha desarrollado recientemente el uso de estimadores de máxima verosimilitud y métodos bayesianos que permiten probar hipótesis respecto a un modelo dado (ver Cuadro 3). Dichos modelos están basados tanto en la teoría de coalescencia como en los estadísticos de resumen (Emerson *et al.*, 2001; Hickerson *et al.*, 2010).

Algunos ejemplos son:

Muestreo 'Metropolis-Hastings' (MMH), que junto con la integración de diferentes filogenias, permite simular observaciones a partir de una distribución de probabilidades. Lo anterior permite analizar tanto el árbol genealógico que mejor describe las secuencias como otros menos probables, y tener así una medida de incertidumbre para evaluar los resultados respecto a una tasa de crecimiento (o decremento) exponencial de la población.

Ecuaciones recursivas, que permiten el cálculo de curvas de verosimilitud para el parámetro q , a partir del uso de cadenas de Markov. Este método ha sido muy útil para analizar poblaciones subdivididas y estimar tasa de migración, crecimiento poblacional, identificación del lugar donde existió el ancestro común más reciente en la población, así como determinar la edad y ubicación de subpoblaciones ancestrales (Bahlo y Griffiths 2000).

Hay literatura variada que se puede consultar para ahondar tanto como sea necesario en estos métodos y sus aplicaciones. Para una revisión general de la cual partir, y para una descripción de los programas estadísticos y de cómputo disponibles para aplicar los métodos descritos, ver Gaggiotti *et al.*, (1999), Luikart y England (1999), Emerson *et al.*, (2001), Hare (2001), Posada y Crandall (2001), Knowles y Maddison (2002), Hey y Machado (2003), Knowles (2003), Crisp y Cook (2005), Kelchner y Thomas (2006), Posada (2006), Allendorf y Luikart (2007), Eguiarte *et al.*, (2007), Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez (2009), Vázquez-Domínguez *et al.*, (2009).

Taxonomía y filogeografía

La filogeografía también puede ser usada como una herramienta de análisis en estudios taxonómicos (Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009). En sistemática, los taxa son el punto de partida para la clasificación biológica y los estudios filogenéticos; Sin embargo, cuando el taxón se convierte en la unidad para el estudio de entidades evolutivas, se complica poder encontrar los límites y atributos del taxón, más aún cuando la respuesta puede variar en el organismo o grupo de organismos que se trate (Hey y Machado, 2003). En este sentido, la filogeografía, combinada con otros métodos usados en la taxonomía tradicional, puede aportar información de las fronteras entre especies o poblaciones.

El concepto de especie delimitado por caracteres moleculares se define como un grupo de organismos o poblaciones que presentan monofilia recíproca, los cuales son candidatos a ser identificados como unidades evolutivas independientes. Se ha señalado que el uso de relaciones filogenéticas intraespecíficas, como es el caso de las evaluaciones

filogeográficas, es inapropiado para la delimitación de especies (Goldstein *et al.*, 2000). Sin embargo, hay ejemplos donde se han podido detectar especies diferenciadas o crípticas, evaluando relaciones filogenéticas intraespecíficas: Richlen *et al.*, (2008) estudiaron el dinoflagelado *Gambierdiscus toxicus*, responsable del síndrome de la ciguatera; evaluaron filogenéticamente veintiocho aislados a lo largo de su distribución global (con varias regiones del DNA ribosomal además de caracteres morfológicos). Encontraron cuatro linajes diferentes separados por distancias genéticas considerables, uno de los cuales es morfológicamente diferente y más acorde con la especie *Gambierdiscus belizeanus*; los otros tres linajes son considerados especies crípticas. En otro caso, métodos taxonómicos tradicionales no habían podido resolver la sistemática del complejo del insecto *B. rhodani* (Ephemeroptera); Williams *et al.*, (2006), utilizando el gen mitocondrial COI, obtuvieron dos grupos monofiléticos que constan de un grupo mayor y un segundo clado de seis grupos más pequeños y diferentes. La divergencia de los grupos es de 0.2-3% (dentro) a 8-9% (entre), superando los valores típicos máximos para otros insectos, lo que consideraron como evidencia de la existencia de especies crípticas dentro del complejo. Razo-Mendivil *et al.*, (2010) también identifican un complejo de siete especies crípticas al evaluar filogeográficamente a *Crassicutis cichlasomae*, parásito de peces cíclidos.

Se ha reconocido que los árboles de genes tienen el potencial de encontrar los límites entre la evolución intra e interespecífica, con los cuales es posible delimitar especies, término conocido como especie “cohesiva” (Templeton, 2001). Este concepto es descrito como un linaje evolutivo cuyas fronteras pueden ubicarse a partir de las fuerzas genéticas y evolutivas que crean una cohesión reproductiva en la comunidad (Templeton, 1999). Asimismo, Templeton (2001) denomina un linaje evolutivo como una población o grupo de poblaciones reproductivas con suficiente historia de relaciones de ancestría-descendencia, la cual presenta sus propias trayectorias y tendencias evolutivas. Por ello, una especie es definida como un linaje o un grupo de linajes evolutivos que pueden presentar intercambio genético y/o cohesión ecológica. Un ejemplo de esto es el estudio de la serpiente *Hypsiglena torquata*, de la cual se reconocen diecisiete subespecies. Con métodos filogeográficos y DNAm se evaluaron 178 individuos y se encontraron seis especies: una nueva, dos de las previamente reconocidas como subespecies y otras tres que son linajes polimórficos ampliamente distribuidos, compuestos por múltiples especies. Con base en dichos resultados se señala que deben mantenerse las diferentes subespecies encontradas como, dado que son geográficamente cohesivas, morfológicamente discretas y pueden representar especies incipientes

(Mulcahy, 2008).

El uso exclusivo de análisis filogeográficos para ubicar las fronteras entre especies ha sido criticado debido a que, partiendo de los conceptos básicos de la teoría de coalescencia como la herencia uniparental y la no recombinación del gen utilizado (en caso de estar representado exclusivamente por DNAm), las relaciones de los árboles mitocondriales pueden representar equivocadamente las relaciones entre poblaciones o especies. Por ello, se recomienda también el uso de datos nucleares, los cuales permiten corroborar o rechazar la hipótesis obtenida con genes mitocondriales, o bien la utilización de otro tipo de caracteres (e.g. morfológicos o etológicos). En un ejemplo donde se utilizaron múltiples genes, al evaluar los límites entre especies, el de las ranas *Acris crepitans* y *A. gryllus*, donde Gamble *et al.*, (2008) mostraron que la distribución actual de las subespecies de *A. crepitans*, definidas morfológicamente y por vocalizaciones, no coincide con los linajes evolutivos encontrados en su análisis. Encontraron también grupos filogeográficos distintos dentro de ambas especies, y además una especie diferente dentro de éstos, *Acris blanchardi*.

Introducción general a la filogeografía comparada

Las bases teóricas para la definición y estructuración de una nueva herramienta para el estudio de la historia de dispersión de la diversidad biológica y la filogeografía comparada (FC), se establecieron considerando la hipótesis nula de que cada especie tiene una historia particular y que cualquier coincidencia en historia con otra especie es resultado del azar (Bermingham y Martin 1998), así como el supuesto de que una historia de evolución similar produce patrones filogeográficos comunes (Avice 2000). La FC puede definirse, entonces, como el estudio de las similitudes en la distribución geográfica de la variación genética de un complejo de especies codistribuidas. Los principios de concordancia genealógica fueron introducidos por Avice y Ball (1990), y más tarde desarrollados en el libro de filogeografía de Avice (Avice 2000).

El objetivo de la mayoría de los estudios de FC ha sido la búsqueda de patrones generales sobre el efecto de cambios ambientales (históricos) en diferentes especies, en un tiempo y espacio dado. Las hipótesis sobre la historia son comunes a todos los estudios de FC son, sea ésta la historia climática o geológica de la región de estudio. La concordancia de patrones geográficos entre especies codistribuidas bajo hipótesis climáticas ha sido evaluada bajo diferentes esquemas. Algunas de las hipótesis climáticas analizadas con más frecuencia son aquellas que se refieren a cambios globales de temperatura, fluctuaciones climáticas pasadas y ciclos glaciales,

principalmente durante el Cuaternario. Las especies que habitan tierras altas son una buena opción para estudios de FC porque se puede evaluar el paradigma clásico (hipótesis) de que estos organismos se movieron, en conjunto, altitudinal y/o latitudinalmente en respuesta a los ciclos glaciales (Sullivan *et al.*, 2000, Schönswetter *et al.*, 2004). Aunque la escala geográfica es sin duda importante en la delimitación de la región de estudio en FC, y la elección de las regiones debería depender del proceso biogeográfico a estudiar y de las especies presentes, es frecuente que dependa mayormente de trabajos previos, así como de la disponibilidad de información y de muestras. Un ejemplo donde la región de estudio es a escala global, determinada en función de la coincidencia de hábitat de las especies, en el que se plantean hipótesis climáticas, es el de Albach *et al.*, (2006), quienes investigaron el efecto de las glaciaciones en los patrones filogeográficos intraespecíficos y de diversidad genética a través de dos continentes del Hemisferio Norte (Europa y Norteamérica), en ocho especies cercanamente relacionadas del complejo de especies de *Veronica alpina*.

Las reconstrucciones geológicas, comúnmente basadas en datos estratigráficos y paleontológicos, han permitido determinar la cronología de procesos orogénicos que incluyen vulcanismo, conformación de ríos, lagos, graben, entre otros. Tales reconstrucciones geológicas tienen una secuencia evolutiva de eventos a partir de las que se generan hipótesis geográficas que pueden ser estudiadas mediante su componente biótico (distribución de las especies) (Bermingham y Martin, 1998). Un ejemplo del análisis de hipótesis geológicas es el estudio de FC que muestra el efecto que la actividad volcánica tuvo en la fragmentación de bosques de montaña en África, fragmentación que jugó un papel importante en la diversificación de roedores endémicos de la región de bosques durante el Pleistoceno medio-tardío (Huhndorf *et al.*, 2007). Otras hipótesis que se evalúan con FC se basan en evidencia fósil, como la que establece que las especies respondieron independientemente a los eventos climáticos; la limitante en este caso es que todavía hay muy pocos fósiles de la gran mayoría de las especies. También existen hipótesis sobre la identificación de barreras en sistemas complejos como los marinos; Goldstien *et al.*, (2006) evaluaron patrones de FC en tres especies de invertebrados marinos endémicos del estrecho de Cook que separa las islas Norte y Sur de Nueva Zelanda, encontrando discontinuidades, algunas moderadas y otras fuertes, entre las poblaciones del norte y del sur, resultado de fragmentación alopátrica.

Para la explicación de los resultados o la generación de hipótesis biogeográficas en FC con frecuencia se utilizan modelos de vicarianza o de

dispersión. Un ejemplo de vicarianza son los mencionados en el estudio de Riddle *et al.*, (2000) sobre la conformación de la península de Baja California, evaluada con base en los patrones comparados de cinco taxa diferentes. En cuanto a los modelos de dispersión, se han estudiado los efectos isla-continente, recolonización, efecto fundador, crecimiento y reducción del tamaño poblacional independientes de la formación de barreras, entre otras. Un ejemplo es la evaluación de la forma en que las poblaciones se estructuran dentro y entre islas, con lo que ha sido posible describir ciertos eventos de diversificación de especies continentales (Kirchman y Franklin, 2007).

Es factible y relativamente frecuente que las hipótesis biogeográficas no expliquen la distribución de la variación genética y/o los patrones filogeográficos observados en especies codistribuidas, o que los patrones entre especies no sean concordantes. Muchos factores pueden llevar a esta falta de congruencia: los ensambles de especies o comunidades no son estables a lo largo del tiempo (Taberlet *et al.*, 1998); las especies codistribuidas pueden tener respuestas diferentes, independientes, por diferencias idiosincráticas en características biológicas y ecológicas; porque sólo recientemente han empezado a compartir su distribución geográfica, o por tasas diferentes de cambio evolutivo de genes entre las especies (Turner *et al.*, 1996, Sullivan *et al.*, 2000). Michaux *et al.*, (2005) evaluaron la FC de especies simpátricas de pequeños mamíferos y encontraron que éstas, a pesar de estar cercanamente relacionadas, presentan historias filogeográficas diferentes. Esta falta de congruencia entre especies simpátricas puede ser un patrón en sí mismo, especialmente en regiones con historias geográficas altamente intrincadas, como sucede en Europa (Taberlet *et al.*, 1998).

La decisión de qué especies incluir en un estudio de FC se basa de inicio en el hecho de que estén codistribuidas, pero pueden tenerse en cuenta muchas otras características: similitudes fisiológicas (Bermingham y Martin 1998), diferencias en tamaño corporal, adaptaciones alimenticias (Pastorini *et al.*, 2003), preferencias de hábitat, vagilidad (Hugall *et al.*, 2002), diferencias en ciclos reproductivos (Churikov y Gharret, 2002), niveles y patrones de migración (Alvarado *et al.*, 2005) y dimorfismo sexual (Smith *et al.*, 2000), entre otros. La información sobre la biología y ecología de los taxa es importante y debe estar significativamente integrada en los estudios filogeográficos (Buckley, 2009); su importancia radica en que las diferencias en las respuestas de las especies a procesos biogeográficos pueden estar relacionadas con requerimientos particulares de hábitat, tasas de dispersión o características de historia de vida, por mencionar algunos (Ditchfield, 2000; Buckley, 2009), lo que puede dar origen a patrones genéticos no concordantes. Por ejemplo, al

evaluar refugios glaciales, junto con la elección de un marcador con una alta tasa de diversificación, es útil conocer la forma de dispersión, el tiempo generacional y las asociaciones ecológicas de las especies de estudio (Fedorov *et al.*, 2008).

Una ventaja de evaluar dos o más especies que comparten parte o la totalidad de su distribución geográfica es que ello hace posible detectar no sólo eventos de vicarianza y/o dispersión, sino también hibridación o introgresión reciente, contacto secundario, zonas de sutura y dinámicas poblacionales y demográficas diferentes (Alvarado *et al.*, 2005, Moritz *et al.*, 2009), entre otros. Asimismo, al trabajar con especies que no están relacionadas cercanamente pero que se eligen con base en características ecológicas, como tipo de vuelo o forma de alimentación, se pueden encontrar similitudes locales respecto a la variación genética y la divergencia dentro de especies, así como a nivel regional, como la falta de estructura geográfica (Ditchfield, 2000). Se pueden estudiar especies que representen eventos independientes de dispersión/colonización y que tengan el potencial de compartir patrones espaciales de subdivisión evolutiva, como especies de aves en archipiélagos: Kirchman y Franklin (2007) estudiaron la FC de tres especies de aves de las islas Vanuatu que presentan poca variación morfológica dentro de las islas, pero que tienen diferente hábitat, distribución y grado de variación geográfica fuera de Vanuatu. En estas especies codistribuidas, que tienen niveles similares de variación fenotípica, los autores pudieron describir diferencias tanto de colonización como históricas. Aún especies filogenéticamente distantes pero con afinidad a un hábitat particular, son buenas candidatas para estudios de FC. Un ejemplo es el estudio de Fedorov *et al.*, (2008) que muestra patrones filogeográficos similares del Cuaternario tardío en un grupo diverso de roedores que están ecológicamente asociados con el bosque de taiga. Finalmente, la elección de taxa para un estudio comparado depende frecuentemente de la disponibilidad de estudios previos en la región de interés, lo mismo que en la congruencia de los patrones observados en evaluaciones a nivel de individuos, independientemente de la historia ecológica, la relación filogenética o el marcador molecular (Taberlet *et al.*, 1998).

Para el análisis de filogeografía comparada se utilizan muchos de los métodos explicados anteriormente, sin embargo vale la pena resaltar dos de los más novedosos: los superárboles y los métodos de modelación:

Superárboles: Victoriano *et al.*, (2008) evaluaron la posibilidad de que se presentara una señal filogeográfica compartida en tres especies de lagartijas (*Liolaemus*) con distribución parcialmente sobrelapada, utilizando un método

de superárboles. Además de una novedosa metodología en el estudio filogeográfico, este trabajo integra certeza estadística al utilizar índices que permiten la comparación de matrices derivadas de los árboles obtenidos. La ventaja de este método, además, es que permite la comparación de taxa que están codistribuidos parcialmente.

Modelado de nicho: el modelado de la distribución de especies y su complemento histórico, el modelado de paleodistribuciones, las cuales incorporan explícitamente datos espacio-geográficos, son un método analítico que se utiliza cada vez con mayor frecuencia en filogeografía (Hickerson *et al.*, 2009, Moussalli *et al.*, 2009). En combinación con herramientas como el modelado de nicho, es posible describir en conjunto patrones genéticos y de distribución espacial y, determinar así cuáles áreas tenían en el pasado las condiciones ambientales adecuadas para ciertos ensamblajes o comunidades de especies (e.g. vertebrados) o cuáles no las tenían para otras especies, y sugerir así la posible riqueza local de especies, extinciones y expansiones locales e incluso endemismos para una región determinada (Hugall *et al.*, 2002). Así, por ejemplo se puede generar una posible área de distribución y compararla posteriormente con estadísticos de crecimiento poblacional derivados de información genética, como el estudio de serpientes en Australia, donde se pone a prueba la hipótesis de refugios del Pleistoceno. En este caso la comparación cualitativa (árboles filogenéticos) y cuantitativa (diversidad genética), además del modelado de las paleodistribuciones, resultaron altamente informativos (Hugall *et al.*, 2002). Otra pregunta que puede ser evaluada a través del modelado es sobre el modo de especiación y de migración durante los ciclos fríos del Pleistoceno; esto fue estudiado en tres especies de cebada (*Hordeum*) simpátricamente distribuidas a lo largo de las planicies de la Patagonia, donde el modelado ecológico de nicho mostró que las condiciones del clima eran lo suficientemente adecuadas para que las especies sobrevivieran dentro de áreas de distribución geográfica estables durante dichos ciclos fríos (Jakob *et al.*, 2009).

Filogeografía y conservación

Lo mismo que en la taxonomía, la filogeografía es una herramienta importante en la biología de la conservación (Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009). La idea de proponer políticas de conservación en unidades por debajo del nivel de especie utilizando datos moleculares cobró importancia significativa cuando se acuñó el concepto de Unidades Evolutivas Significativas (ESUs por sus siglas en inglés; Ryder, 1986). Actualmente el análisis de la diversidad genética por arriba del nivel de especie está más o menos bien

definido con base en métodos filogenéticos; sin embargo, representar adecuadamente la diversidad genética por abajo del nivel de especie es un tema aún en discusión, y es precisamente aquí donde la filogeografía puede ser una herramienta importante.

La idea de conservación a nivel infraespecífico pretende identificar de manera precisa unidades de manejo que reflejen la importancia evolutiva de los linajes dentro de las especies (Avice, 1994). Por ello, la información genética heredable ofrece una forma de delinear dichas unidades de conservación y provee un contexto evolutivo a partir del cual desarrollar estrategias y definir prioridades de conservación (King y Burke 1999, Vázquez-Domínguez y Vega 2006, Pertoldi *et al.*, 2007). En la actualidad es común encontrar trabajos que usan caracteres moleculares para priorizar especies o poblaciones para su conservación.

La genética de la conservación, de manera general, trata de hacer inferencias de eventos genéticos relevantes para el conocimiento y conservación de la diversidad y, en esencia, pretende no solo identificar aquellas especies en grave peligro de extinción, sino los eventos que han podido afectarlas y cómo revertirlos, pero sobre todo intenta aportar las bases para conservar no sólo las especies (con la problemática que implica su “correcta” identificación), sino las unidades evolutivas dentro de ellas, con lo que es posible preservar los procesos evolutivos, previamente no considerados en conservación, pero indispensables para la permanencia de las especies a largo plazo y los factores evolutivos asociados. Sin embargo, hay una fuerte polémica en relación a cómo usar la información genética en la identificación de “grupos operativos” en conservación, la cual, en forma práctica, se enmarca dentro de tres grandes rubros: la viabilidad de las poblaciones a largo plazo (Loeschcke *et al.*, 1994), la identificación de unidades biológicas para su protección (Moritz, 1994; Amato *et al.*, 1995) y la identificación de las relaciones históricas entre poblaciones (Avice y Hamrick, 1996; Vázquez-Domínguez, 2002).

Se han acuñado diversas definiciones para nombrar estos “grupos operativos”, dentro de las cuales la más usada en estudios filogeográficos enmarcados en un contexto de conservación es el ya mencionado concepto de las ESUs (Moritz 1994), definido como un grupo de individuos o poblaciones que presentan monofilia recíproca para marcadores mitocondriales y divergencias significativas en frecuencias alélicas en loci nucleares, pudiéndose referir a poblaciones, especies o subespecies, y considerando también el tiempo de aislamiento de dichas poblaciones (Avice y Ball 1990, Vázquez-Domínguez 2007b). Algunas de las principales críticas mencionadas a estas

aproximaciones es que ningún método filogenético es tan poderoso como para poder inferir una filogenia correcta, más cuando se trata de poblaciones dentro de una misma especie, y que por el contrario lo que se genera es una hipótesis con una cierta probabilidad de que lo sea. En este sentido, el tamaño poblacional es un factor importante para que se dé la monofilia recíproca; así, si imaginamos el ejemplo donde una especie es dividida en dos poblaciones por una barrera, y una de las poblaciones aisladas es pequeña, el tiempo que tiene que transcurrir para que califique como una ESU es mucho menor que en el caso de que la población aislada sea de mayor tamaño (Neigel y Avise 1986, Castañeda-Rico *et al.*, en revisión).

También se considera que el concepto de ESU no hace suficiente énfasis en el potencial de las especies para maximizar el éxito evolutivo mediante el mantenimiento de la diversidad adaptativa (Lynch *et al.*, 1999) y que un planteamiento exclusivamente genético tiene graves riesgos en el reconocimiento del potencial adaptativo y la adecuación. Hay, sin embargo, muchos ejemplos en los que se ha utilizado este concepto para propuestas y/o políticas de conservación. La fauna de las islas oceánicas ha sido una fuente importante de estudios genéticos y de conservación. Las tortugas gigantes de las Galápagos, *Geochelone nigra*, comprenden una linaje que radió de manera rápida junto con la evolución del archipiélago, historia que se ha podido detallar utilizando DNAmT y microsátélites. Se ha observado que las poblaciones tienen marcada divergencia genética, historias demográficas contrastantes y estructura filogeográfica profunda, consistente con la historia geológica y biogeográfica de las islas. Dada la separación evolutiva tan antigua, se han propuesto cuatro ESUs (dos en Santa Cruz, una en Pinzón y una en San Cristóbal; Beheregaray *et al.*, 2003). El elefante asiático (*Elephas maximus*) presenta poblaciones muy reducidas y fragmentadas, tanto por factores históricos como por dispersión reciente mediada por el hombre. Un estudio filogeográfico muestra dos clados que se separaron hace cerca de 1.2 millones de años, donde los individuos de los dos clados están presentes en todas las localidades de estudio, excepto Indonesia y Malasia; éstos últimos están en linajes basales, por los que se les confiere estatus de ESUs (Fleischer *et al.*, 2001).

El uso de marcadores moleculares altamente variables en la conservación de especies en peligro y su uso en planes de manejo ha llevado también a la implementación de nuevos conceptos en la biología de la conservación; por ejemplo, las Unidades de Manejo (MU's por sus siglas en inglés). Estas unidades intentan integrar la diversidad genética y la demografía de distintas poblaciones, las cuales tienen que ser manejadas de manera independiente

para asegurar la viabilidad de una ESU (Moritz, 2002). Un ejemplo que combina la propuesta de ESU's y MU's es el trabajo con la especie de perezoso del bosque atlántico brasileño, *Bradypus torquatus*, la cual está en grave peligro por la pérdida del 93% de su área de distribución original. En un estudio genético y filogeográfico de las poblaciones remanentes más grandes, se encontró que dichas poblaciones están aisladas reproductivamente y son altamente divergentes, resultado de fragmentación alopátrica. Así, se definieron al menos dos unidades evolutivas independientes, además de que poblaciones separadas por más de 100 km deben ser consideradas unidades de manejo diferentes (Lara-Ruiz *et al.*, 2008).

Por otro lado, uno de los métodos más recientes que se han desarrollado dentro de la genética de poblaciones para fines de conservación es la combinación de análisis filogeográficos, la genética del paisaje y las aproximaciones estadísticas, cuya combinación es capaz de definir la estructura poblacional a través del terreno y la historia demográfica de las poblaciones, identificando las poblaciones que deben ser conservadas y su distribución geográfica (Manel *et al.*, 2003, Storfer *et al.*, 2007). De acuerdo con este enfoque, Hull *et al.*, (2008) evaluaron los patrones de diferenciación y hábitat entre dos subespecies (oriental y occidental) del halcón cola roja *Buteo jamaicensis* y encontraron un patrón de aislamiento por distancia entre los sitios de anidación en el oeste de su distribución. Dada la alta capacidad de dispersión de esta especie, dicho patrón sugiere que son las preferencias de hábitat específicas de las poblaciones, y no de la especie, las que limitan la migración y resultan en estos patrones filogeográficos.

En el proceso de la identificación de unidades de conservación se debe tener muy clara la división de la diversidad biológica en dos componentes: aquella resultante del aislamiento histórico y aquella que tiene que ver con la evolución adaptativa (Moritz 2002, Vázquez-Domínguez 2002, 2007a). Una historia peculiar es el caso del roedor *Zapus hudsonius preblei*, subespecie enlistada como amenazada en la legislación norteamericana, que en algún momento fue cuestionada taxonómicamente y se propuso que se eliminara de la lista de especies en peligro. En un estudio filogeográfico reciente con microsatélites y dos regiones de DNAm se concluyó que cada subespecie de *Zapus hudsonius* es distinta genéticamente, cuyos haplotipos correspondían directamente con la distribución disyunta de cada una (King *et al.*, 2006).

Es importante mencionar que el uso exclusivo de datos moleculares para definir las estrategias de conservación dentro de una especie puede ser altamente riesgoso. Los datos obtenidos de esta manera deben ser cuidadosamente evaluados junto con datos históricos, demográficos,

ecológicos, sociales y de distribución, con la finalidad de obtener una perspectiva más acertada y realista (Crandall *et al.*, 2000). Recientemente se han incorporado otras fuentes de información a la identificación de grupos operacionales para conservación, como lo es la distribución espacial de la diversidad genética, datos taxonómicos y fenotípicos, los servicios ecológicos y ambientales, datos biogeográficos, aspectos socioeconómicos y datos etológicos (Doadrio *et al.*, 1996, Dodson *et al.*, 1998, Luck *et al.*, 2003, Manel *et al.*, 2003, Green 2005, Domínguez-Domínguez *et al.*, 2007 , 2008, Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez 2009).

La aplicación de métodos de análisis tanto filogeográficos, como de genética de poblaciones, y la utilización de diversos genes particularmente de DNAm y DNAn, han sido una herramienta muy poderosa en estudios de biología de la conservación, permitiendo evaluar el potencial evolutivo de las especies, en conjunción con los patrones y procesos históricos, evolutivos y actuales que han determinado su distribución en el planeta. Este tipo de análisis, en combinación con caracteres morfológicos, etológicos, ambientales, etc., son fundamentales para precisar las relaciones taxonómicas de las poblaciones y especies de estudio, así como por sus implicaciones en conservación y manejo de la biodiversidad.

Literatura citada

- Albach, D.C., Schönswetter, P. y Tribsch, A. 2006. Comparative phylogeography of the *Veronica alpina* complex in Europe and North America. *Molecular Ecology*, 15: 3269-3286.
- Allendorf, F.W. y Luikart, G. 2007. Conserving global biodiversity? Conservation and the genetics of populations. *Conservation Genetics*, 9: 437-438.
- Alvarado Bremer, J.R., Viñas, J., Mejuto J., Ely, B. y Pla, C. 2005. Comparative phylogeography of Atlantic bluefin tuna and swordfish: the combined effects of vicariance, secondary contact, introgression, and population expansion on the regional phylogenies of two highly migratory pelagic fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36: 169-187.
- Amato, G., Wharton, D., Zainuddin, Z.Z. y Powell, J.R. 1995. Assessment of conservation units for the Sumatran rhinoceros (*Dicerorhinus sumatrensis*). *Zoo Biology*, 14: 395-402.
- Arbogast, B.S. y Kenagy, G.J. 2001. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28: 819-825.
- Avice, J.C. 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman y Hall, Nueva York. USA.
- Avice, J.C. 2000. *Phylogeography*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Avice, J.C. 2008. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36: 3-15.
- Avice, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J.E. et al., 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489-522.
- Avice, J.C. y Ball, R.M. Jr. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 7: 45-67.
- Avice, J.C. y Hamrick, J.L. 1996. *Conservation Genetics: Case Histories from Nature*. Chapman y Hall, Nueva York.
- Bahlo, M. y Griffiths, R.C. 2000. Inference from gene trees in a subdivided population. *Theoretical Population Biology*, 57: 79-95.
- Bermingham, E. y Martin, A.P. 1998. Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular Ecology*, 7: 499-517.
- Beheregaray, L.B., Ciofi, C., Caccone, A., Gibbs, J.P. y Powell, J.R. 2003. Genetic divergence, phylogeography and conservation units of giant tortoises from Santa Cruz and Pinzon, Galapagos Islands. *Conservation Genetics*, 4: 31-46.

- Brown, W.M. 1985. The mitochondrial genome of animals. En: MacIntyre RJ (ed) *Molecular Evolutionary Genetics*: 95-130. Plenum, Nueva York.
- Braaker, S. y Heckel, G. 2009. Transalpine colonisation and partial phylogeographic erosion by dispersal in the common vole (*Microtus arvalis*). *Molecular Ecology*, 18: 2518-2531.
- Brumfield, R.T., Beerli, P. Nickerson, D.A. y Edwards, S.V. 2003. The utility of single nucleotide polymorphisms in inferences of population history. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 249-256.
- Buckley, D. 2009. Toward an organismal, integrative, and iterative phylogeography. *BioEssays*, 31: 784-793.
- Castañeda-Rico, S., León-Paniagua, L., Ruedas, L.A. y Vázquez-Domínguez, E. (2011). High genetic diversity and extreme differentiation in the two remaining populations of the *Habromys simulatus*. *Journal of Mammalogy* 92 (5): 963-973.
- Churikov, D. y Gharrett, A.J. 2002. Comparative phylogeography of the two pink salmon bloodlines: an analysis based on a mitochondrial DNA genealogy. *Molecular Ecology*, 11: 1077-1101.
- Clement, M. Posada, D. y Crandall, K.A. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, 9: 1657-1660.
- Cortés-Rodríguez, N. Hernández-Baños, B.E., Navarro-Sigüenza, A.G. y Omland, K.E. 2008. Geographic variation and genetic structure in the Streak-backed oriole: low mitochondrial DNA differentiation reveals recent divergence. *Condor*, 110: 729-739.
- Crandall, K.A. y Templeton, A.R. 1993. Empirical tests of some predictions from coalescent theory with applications to intraspecific phylogeny reconstruction. *Genetics*, 134: 959-969.
- Crandall, K.A., Bininda-Emonds, O.R.P., Mace, G.M. y Wayne, R.K. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 290-295.
- Crisp, M.D. y Cook, L.G. 2005. Do early branching lineages signify ancestral traits?. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 122-128.
- Cruzan, M.B. y Templeton, A.R. 2000. Paleoecology and coalescence: phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 491-496.
- Ditchfield, A.D. 2000. The comparative phylogeography of Neotropical mammals: patterns of intraspecific mitochondrial DNA variation among bats contrasted to nonvolant small mammals. *Molecular Ecology*, 9: 1307-1318.
- Doadrio, I., Perdices, A. y Machordom, A. 1996. Allozymic variation of the endangered killifish *Aphanius iberus* and its application to conservation. *Environmental Biology of Fishes*, 45: 259-271.
- Dodson, J.J., Gibson, R.J., Cunjak, R.A., Friedland, K.D., Garcia de Leaniz, C.,

- Gross, M.R., Newbury, R., Nielsen, J.L., Power, M.E. y Roy, S. 1998. Elements in the development of conservation plans for Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences*, 55: 312-323.
- Domínguez-Domínguez, O. y Vázquez-Domínguez, E. 2009. Phylogeography: applications in taxonomy and conservation. *Animal Biodiversity and Conservation*, 32: 59-70.
- Domínguez-Domínguez, O., Boto, L., Alda, F., Pérez-Ponce de León, G. y Doadrio, I. 2007. Human impacts on drainages of the Mesa Central of Mexico and its genetic effects on an endangered fish, *Zoogoneticus quitzeoensis*. *Conservation Biology*, 21: 168-180.
- Domínguez-Domínguez, O., Alda, F., Pérez-Ponce de León, G., García-Garitagoitia, J. L. y Doadrio, I. 2008. Evolutionary history of the endangered fish *Zoogoneticus quitzeoensis* (Bean, 1898) (Cyprinodontiformes: Goodeidae) using a sequential approach to phylogeography based on mitochondrial and nuclear DNA data. *BMC Evolutionary Biology*, 8: 161.
- Drummond, A.J., Rambaut, A., Shapiro, B. y Pybus, O.G. 2005. Bayesian coalescent inference of past population dynamics from molecular sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 22: 1185-1192.
- Eguiarte, L.m Souza, V. y Aguirre, X. 2007. La ecología molecular de plantas y animales. INE/Conabio, México.
- Emerson, B.C., Paradis, E. y Thébaud, C. 2001. Revealing the demographic histories of species using DNA sequences. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 707-716.
- Excoffier, L., Estoup, A. y Cornuet, J-M. 2005. Bayesian analysis of an admixture model with mutations and arbitrarily linked markers. *Genetics*, 169: 1727-1738.
- Excoffier, L., Laval, G. y Schneider, S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1: 47-50.
- Excoffier, L. y Heckel, G. 2006. Computer programs for population genetics data analysis: a survival guide. *Nature*, 7: 745-758.
- Fedorov, V.B., Goropashnaya, A.V., Boeskorov, G.G. y Cooks, J.A. 2008. Comparative phylogeography and demographic history of the wood lemming (*Myopus schisticolor*): implications for late Quaternary history of the taiga species in Eurasia. *Molecular Ecology* 17: 598-610.
- Fleischer, R.C., Perry, E. A., Muralidharan, K., Stevens, E. E. y Wemmer, C.M. 2001. Phylogeography of the Asian elephant (*Elephas maximus*) based on mitochondrial DNA. *Evolution*, 55: 1882-1892.
- Fraser, D.J. y Bernatchez, L. 2001. Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Molecular Ecology*, 10: 2741-2752.

- Freeland, J.R. 2005. *Molecular Ecology*. John Wiley y Sons, Londres.
- Fu, Y.X. 1994. Estimating effective population size or mutation rate using the frequencies of mutation of various classes in a sample of DNA sequences. *Genetics*, 138: 1375-1386.
- Fu, Y.X. 1996. New statistical test of neutrality for DNA samples from a population. *Genetics*, 143: 557-570.
- Fu, Y.X. y Li, W.H. 1993. Statistical test of neutrality of mutation. *Genetics*, 133: 693-709.
- Gaggiotti, O.E., Lange, O., Rassmann, K. y Gliddons, C. 1999. A comparison of two indirect methods for estimating average levels of gene flow using microsatellite data. *Molecular Ecology*, 8: 1513-1520.
- Gamble, T., Berendzen, P.B., Shaffer, H.B., Starkey, D.E. y Simons, A.M. 2008. Species limits and phylogeography of North American cricket frogs (Acris: Hylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 112-125.
- Garrido-Garduño, T. 2010. Filogeografía de la rata arrocera (*Oryzomys couesi*) utilizando marcadores nucleares (microsatélites). Tesis de Maestría, Instituto de Ecología, UNAM.
- Goldstein, P. Z., DeSalle, R., Amato, G. y Voger, A.P. 2000. Conservation genetics at the species boundary. *Conservation Biology*, 14: 120-131.
- Goldstien, S.J., Schiel, D.R. y Gemmell, N.J. 2006. Comparative phylogeography of coastal limpets across a marine disjunction in New Zealand. *Molecular Ecology*, 15: 3259-3268.
- Green, D.M. 2005. Designatable units for status assessment of endangered species. *Conservation Biology*, 19: 1813-1820.
- Hardy, M.E., Grady, J.M. y Routman, E.J. 2002. Intraspecific phylogeography of slender madtom: the complex evolutionary history of the Central Highlands of U.S. *Molecular Ecology*, 11: 2393-2403.
- Hare, M.P. 2001. Prospects for nuclear gene phylogeography. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 700-706.
- Harris D., Rogers, D.S. y Sullivan, J. 2000. Phylogeography of *Peromyscus furvus* (Rodentia; Muridae) based on cytochrome *b* sequence data. *Molecular Ecology*, 9: 2129-2135.
- Hawkins, J.A. 2006. Using phylogeny to investigate the origins of the Cape flora: the importance of taxonomic, gene and genome sampling strategies. *Diversity and Distributions*, 12: 27-33.
- Hey, J. y Machado, C.A. 2003. The study of structured populations -new hope for a difficult and divided science. *Genetics*, 4: 535-543.
- Hickerson, M.J., Carstens, B.C., Cavender-Bares, J., Crandall, K.A., Graham, C.H., Johnson, J.B., Rissler, L., Victoriano, P.F. y Yoder, A.D. 2010. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54: 291-301.

- Hudson, R.R. 1990. Gene genealogies and the coalescent process. *Oxford Survey in Evolutionary Biology*, 7: 1-44.
- Hudson, R.R. 1998. Island models and the coalescent process. *Molecular Ecology*, 7: 413-418.
- Hugall, A., Moritz, C., Moussalli, A. y Stanicic, J. 2002. Reconciling paleodistribution models and comparative phylogeography in the wet tropics rainforest land snail *Gnarosophia bellendenkerensis* (Brazier 1875). *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99: 6112-6117.
- Huhundorf, M.H., Peterhans, J.C.K. y Loew, S.S. 2007. Comparative phylogeography of three endemic rodents from the Albertine rift, east central Africa. *Molecular Ecology*, 16: 663-674.
- Hull, J.M., Hull, A.C., Sacks, B.N., Smith, J.P. y Ernest, H.B. 2008. Landscape characteristics influence morphological and genetic differentiation in a widespread raptor (*Buteo jamaicensis*). *Molecular Ecology*, 17: 810-824.
- Husmeier, D. y Wright F. 2001. Probabilistic divergence measures for detecting interspecies recombination. *Bioinformatics*, 17: S123-S131.
- Jakob, S.S., Martínez-Meyer, E. y Blattner, F.R. 2009. Phylogeographic analyses and paleodistribution modeling indicate Pleistocene in situ survival of *Hordeum* species (Poaceae) in southern Patagonia without genetic or spatial restriction. *Molecular Biology and Evolution*, 26: 907-923.
- Jaramillo-Correa, J.P., Aguirre-Planter, E., Khasa, D.P., Eguiarte, L.E., Piñero, D., Furnier, G.R. y Bousquet, J. 2008. Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern Mexico and Guatemala. *Molecular Ecology*, 17: 2476-2490.
- Kelchner, S.A. y Thomas, M.A. 2006. Model use in phylogenetics: nine key questions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 87-94.
- King, T.L. y Burke, T. 1999. Special issue on gene conservation: identification and management of genetic diversity. *Molecular Ecology*, 8: S1-S3.
- King, T.L., Switzer, J.F., Morrison, C.L., Eackles, M.S., Young, C.C., Lubinski, B.A. y Cryan, P. 2006. Comprehensive genetic analyses reveal evolutionary distinction of a mouse (*Zapus hudsonius preblei*) proposed for delisting from the US Endangered Species Act. *Molecular Ecology*, 15: 4331-4359.
- Kingman, J.F.C. 1982. The coalescent. *Stochastic Processes and their Applications*, 13: 235-248.
- Kirchman, J.J. y Franklin, J.D. 2007. Comparative phylogeography and genetic structure of Vanuatu birds: control region variation in a rail, a dove, and a passerine. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43: 14-23.
- Knowles, L.L. 2003. The burgeoning field of statistical phylogeography. *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 1-10.
- Knowles, L.L. y Maddison, W.P. 2002. Statistical phylogeography. *Molecular*

- Ecology*, 11: 2623-2635.
- Kuhner, M.K., Yamato, J. y Felsenstein, J. 1995. Estimating effective population-size and mutation-rate from sequence data using Metropolis–Hastings sampling. *Genetics*, 140: 1421-1430.
- Lanteri, A. y Confalonieri, V. 2003. Filogeografía: objetivos, métodos y ejemplos. En: *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*: 185-194 (Morrone, J.J. y Llorente, J. Eds.). Conabio, México.
- Lara-Ruiz, P., Chiarello, A.G. y Fabrício, R.S. 2008. Extreme population divergence and conservation implications for the rare endangered Atlantic Forest sloth, *Bradypus torquatus* (Pilosa: Bradypodidae). *Biological Conservation*, 141: 1332-1342.
- Loeschcke, V., Tomiuk, V.J. y Jain, S.K. 1994. *Conservation Genetics*. Birkhauser Verlag, Basel, Suiza.
- Luck, G.W., Daily, G.C. y Ehrlich, P.R. 2003. Population diversity and ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution*, 18:331-336.
- Luikart, G. y England, P.R. 1999. Statistical analysis of microsatellite DNA data. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 253-256.
- Lunt, D.H., Whipple, L.E. y Hyman, B.C. 1998. Mitochondrial DNA variable number tandem repeats (VNTRs): utility and problems in molecular ecology. *Molecular Ecology*, 7: 1441-1455.
- Lynch, M., Pfrender, M., Spitze K., Lehman, N., Hicks, J., Allen, D., Latta, L., Ottene, M., Bogue, F. y Coulbourne, J. 1999. The quantitative and molecular genetic architecture of a subdivided species. *Evolution*, 53: 100-110.
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G. y Taberlet, P. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 189-197.
- Mejía-Madrid, H., Vázquez-Domínguez, E. y Pérez-Ponce de León, G. 2007. Phylogeography and freshwater basins in Central Mexico: recent history as revealed by the fish parasite *Rhabdochona lichtenfelsi* (Nematoda). *Journal of Biogeography*, 34: 787-801.
- Michaux, J.R., Libois, R. y Filippucci, M-G. 2005. So close and so different: comparative phylogeography of two small mammals species, the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) and the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region. *Heredity*, 94: 52-63.
- Moreno-Letelier, A. y Piñero, D. 2009. Phylogeographic structure of *Pinus strobiformis* Engelm. across the Chihuahuan Desert filter-barrier. *Journal of Biogeography*, 36: 121-131.
- Moritz, C. 1994. Defining “evolutionarily significant units” for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 9:373-375.
- Moritz, C. 2002. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Systematic Biology*, 51: 238-254.

- Moritz, C., Hoskin, C.J., MacKenzie, J.B., Phillips, B.L., Tonione, M., Silva, N. *et al.*, 2009. Identification and dynamics of a cryptic suture zone in tropical rainforest. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 276: 1235-1244.
- Moussalli, A., Moritz, C., Williams, S.E. y Carnaval, A.C. 2009. Variable responses of skinks to a common history of rainforest fluctuation: concordance between phylogeography and paleo-distribution models. *Molecular Ecology*, 18: 48-499.
- Mulcahy, D.G. 2008. Phylogeography and species boundaries of the western North American Nightsnake (*Hypsiglena torquata*): Revisiting the subspecies concept. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 1095-1115.
- Mulcahy, D.G., y Mendelson, III J.R. 2000. Phylogeography and Speciation of the Morphologically Variable, Widespread Species *Bufo valliceps*, Base don Molecular Evidence from mtDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17: 173-189.
- Mulcahy, D.G., Morrill, B.H. y Mendelson, III J.R. 2006. Historical biogeography of lowland species of toads (*Bufo*) across the Trans-Mexican Neovolcanic Belt and the Isthmus of Tehuantepec. *Journal of Biogeography*, 33: 1889-1904.
- Neigel, J.E. y Avise, J.C. 1986. Phylogenetic relationships of mitochondrial DNA under various demographic models of speciation. En: *Evolutionary processes and theory.*(Nevo E. y Karlin, D. Eds.). Pp. 515-534. Academic Press, Nueva York.
- Nielsen, R. y Beaumont, M. 2009. Statistical inferences in phylogeography. *Molecular Ecology*, 18:1034-1047.
- Nordborg, M. 2000. Coalescent theory. En: Balding, D.J., Bishop, M.J. y Cannings, C. (eds) Handbook of statistical genetics. Pp. 1-37. John Wiley y Sons, Londres.
- Palmer, J.D. 1990 Contrasting modes and tempos of genome evolution in plants and algae. *Trends in Genetics*, 6: 115-120.
- Panchal, M. 2007. The automation of nested clade phylogeographic analysis. *Bioinformatics*, 23: 509-510.
- Pastorini, J., Thalmann, U. y Martin, R.D. 2003. A molecular approach to comparative phylogeography of extant Malagasy lemurs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100: 5879-5884.
- Pertoldi, C., Bijlsma, R., Loeschcke, V. 2007. Conservation genetics in a globally changing environment: present problems, paradoxes and future challenges. *Biodiversity and Conservation*, 16: 4147-4163.
- Petit, R.J. 2008. The coup de grâce for the nested clade phylogeographic analysis? *Molecular Ecology*, 17: 516-518.
- Posada, D. 2006. ModelTestServer: a web-based tool for the statistical selection of models of nucleotide substitution online. *Nucleic Acids Research*, 34: W700-W703.

- Posada, D. y Crandall, K.A. 2001 Intraspecific gene genealogies: tress grafting into networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 37-45.
- Posada, D., Crandall, K.A. y Templeton, A.R. 2000. GeoDis: a program for the cladistic nested analysis of the geographical distribution of genetic haplotypes. *Molecular Ecology*, 9: 487-488.
- Posada, D., Crandall, K.A. y Templeton, A.R. 2006. Nested clade analysis statistics. *Molecular Ecology Notes*, 6: 590-593.
- Pybus, O.G., Holmes, E.C. y Harvey, H. 1999. The mid-depth method and HIV-1: a practical approach for testing hypotheses of viral epidemic history. *Molecular Biology and Evolution*, 16: 953-959.
- Razo-Mendivil, U., Vázquez-Domínguez, E., Rosas-Valdez, R., Pérez-Ponce de León, G. y Nadler, S.A. 2009. Phylogenetic analysis of nuclear and mitochondrial DNA reveals a complex of cryptic species in *Crassicutis cichlasomae* (Digenea: Apocreadiidae), a parasite of Middle-America cichlids. *International Journal Parasitology* doi:10.1016/j.ijpara.2009.10.004.
- Martínez-Solano, I., Parra-Olea, G. y García-París, M. 2006. Phylogeography of *Pseudacris regilla* (Anura: Hylidae) in western North America, with a proposal for a new taxonomic rearrangement. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39: 293-304.
- Richlen, M.L., Morton, S.L., Barber, P.H., y Lobel, S.P. 2008. Phylogeography, morphological variation and taxonomy of the toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae). *Harmful Algae*, 7: 614-629.
- Riddle, B.R., Hafner, D.J., Alexander, I.F. y Jaeger, J.R. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California peninsular desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97: 14438-14443.
- Rogers, A.R. y Harpending, H.C. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*, 9: 552-569.
- Ryder, O.A. 1986. Species conservation and systematic: the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution*, 1: 9-10.
- Schönswetter, P., Tribsch, A., Stehlik, I. y Nikfeld, H. 2004. Glacial history of high alpine *Ranunculus glacialis* (Ranunculaceae) in the European Alps in a comparative phylogeographical context. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81: 183-195.
- Smith, T.B., Holder, K., Girman, D., O'keefe, K., Larison, B. y Chan, Y. 2000. Comparative avian phylogeography of Cameroon and Ecuatorial Guinea Mountains: implications for conservation. *Molecular Ecology*, 9: 1505-1516.
- Soltis, D.E., Soltis, P.S. y Milligan, B.J. 1992. Intraspecific chloroplast DNA variation: systematic and phylogenetic implications. En: Soltis, P.S. y Doyle, J.J. (eds) *Molecular systematics of plants*. Pp. 117-150. Chapman y Hall, Nueva York.

- Storfer, A., Murphy, M.A., Evans, J.S., Goldberg, C.S., Robinson, S., Spear, S.F., Dezzani, R., Demelle, E., Vierling, L. y Waits, L.P. 2007. Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity*, 98: 128-142.
- Strimmer, K. y Pybus, O.G. 2001. Exploring the demographic history of DNA sequences using the generalized skyline plot. *Molecular Biology and Evolution*, 18: 2298-2305.
- Sullivan, J., Markert, J.A. y Kilpatrick, C.W. 1997. Biogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* group. *Systematic Biology*, 46: 426-440.
- Sullivan, J., Arellano, E. y Rogers, D.S. 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: concerted versus independent response to past climate fluctuations. *The American Naturalist*, 155: 755-768.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.G. y Cossons, J.F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 453-464.
- Tajima, F. 1983. Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetics*, 105: 437-460.
- Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123: 585-595.
- Takahata, N. y Nei, M. 1985. Gene genealogy and variance of interpopulation nucleotide differences. *Genetics*, 100: 325-344.
- Templeton, A.R. 1983. Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the evolution of man and the apes. *Evolution*, 37: 221-244.
- Templeton, A.R. 1998. Nested clade analyses of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history. *Molecular Ecology*, 7: 381-397.
- Templeton A.R. 1999. Using gene trees to infer species from testable null hypothesis: cohesion species in the *Spalax ehrenbergi* complex. En: *Evolutionary Theory and Preprocesses: Modern Perspectives Papers in Honor of Eviatar Nevo* (Wasser, S.P. Ed.). Pp. 171-192. Kluwer Academic Publishers, Holanda.
- Templeton, A.R. 2001. Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes. *Molecular Ecology*, 10: 779-791.
- Templeton, A.R. 2002. Out of Africa again and again. *Nature*, 416: 45-51.
- Templeton, A.R. 2004. Statistical phylogeography: methods of evaluating and minimizing inference errors. *Molecular Ecology*, 13: 789-809.
- Templeton, A.R. 2008. Nested clade analysis: an extensively validated method for strong phylogeographic inference. *Molecular Ecology*, 17: 1877-1880.
- Templeton, A.R. 2009. Statistical hypotheses testing in intraspecific phylogeography: nested clade phylogeographical analysis vs. approximate

- Bayesian computation. *Molecular Ecology*, 18: 319-331.
- Templeton, A.R. y Sing, C.F. 1993. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. IV. Nested analyses with cladogram uncertainty and recombination. *Genetics*, 134: 659-669.
- Templeton, A.R., Crandall, K.A. y Sing, C.F. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics*, 132: 619-633.
- Templeton, A.R., Routman, E. y Phillips, C. 1995. Separating population structure from population history: a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the Tiger Salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Genetics*, 140: 767-782.
- Turner, T.F., Trexler, J.C., Kuhn, D.N. y Robinson, W.H. 1996. Life-history variation and comparative phylogeography of darters (Pisces: Percidae) from the North American central highlands. *Evolution*, 50: 2023-2036.
- Vázquez-Domínguez, E. 2002. Phylogeography, historical patterns and conservation of natural areas. En: Nelson, G., Day, J.C., Sportza, L.M., Loucky, J. y Vázquez, C. (eds) Protected areas and the regional planning imperative in North America. Pp. 369-378. University of Calgary Press, Calgary, Canada.
- Vázquez-Domínguez, E. 2007a. ¿Cuál es el enfoque de la ecología molecular? Ejemplos con un ratón espinoso. En: Sánchez Rojas, G. y Rojas Martínez, A.E. (eds) Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos. Pp. 59-70. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Serie Ciencia al día 1, México.
- Vázquez-Domínguez, E. 2007b. Filogeografía y vertebrados. En: Eguiarte, L., Souza, V. y Aguirre, X. (eds) La ecología molecular de plantas y animales. Pp. 441-466. INE/Conabio, México.
- Vázquez-Domínguez, E. y Vega, R. 2006. ¿Dónde estamos y hacia dónde vamos en el conocimiento genético de los mamíferos mexicanos? En: *Genética y mamíferos mexicanos: presente y futuro*. (E. Vázquez-Domínguez, D.J. Hafner, eds.). Pp. 67-73. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 32, Albuquerque.
- Vázquez-Domínguez, E., Mejía-Puente, A. y Vega, R. 2010. *Oryzomys couesi* en el sureste de México: estimaciones genéticas y filogeográficas. En: *60 años de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM. Aportaciones al conocimiento y conservación de los mamíferos mexicanos*. (Cervantes, F.A., Vargas-Cuenca, J. y Hortelano-Moncada, Y. compiladores). Pp. 205-219. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Vázquez-Domínguez, E., Castañeda-Rico, S., Garrido-Garduño, T. y Gutiérrez-García, T.A. 2009. Methodological advances for the combined study of genetic, genealogical and geographical information in evolutionary and

- distributional analyses. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82: 277-297.
- Vázquez-Miranda, H., Navarro-Sigüenza, A.G. y Omland, K.E. 2009. Phylogeography of the Rufous-naped wren (*Campylorhynchus rufinucha*): speciation and hybridization in Mesoamerica. *The Auk*, 126: 765-778.
- Victoriano, P.F., Ortiz, J.C., Benavides, E., Adams, B.J. y Sites, J.W.Jr. 2008. Comparative phylogeography of codistributed species of Chilean *Liolaemus* (Squamata: Tropicuridae) from the central-southern Andean range. *Molecular Ecology*, 17: 2397-2416.
- Wainscoat, J. 1987. Out of the garden of Eden. *Science*, 234: 194-196.
- Watterson, G.A. 1975. On the number of segregation sites. *Theoretical Population Biology*, 7: 256-276.
- Williams, H.C., Ormerod, S.J. y Bruford, M.W. 2006. Molecular systematics and phylogeography of the cryptic species complex *Baetis rhodani* (Ephemeroptera, Baetidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 370-382.
- Wood, D.A., Fisher, R.N. y Reeder, T.W. 2008. Novel patterns of historical isolation, dispersal, and secondary contact across Baja California in the Rosy Boa (*Lichanura trivirgata*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 484-502.
- Zarza, E., Reynoso, V.H. y Emerson, B.C. 2008. Diversification in the Northern Neotropics: mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of the iguana *Ctenosaura pectinata* and related species. *Molecular Ecology*, 17: 3259-3275.
- Zink, R.M. 2002. Methods in comparative phylogeography, and their application to studying evolution in the North American aridlands. *Integrative and Comparative Biology*, 42: 953-959.

DIFERENCIACIÓN, FLUJO GÉNICO Y ESTRUCTURA GENÉTICA DE LAS POBLACIONES, CON ÉNFASIS EN ESPECIES DE PLANTAS MEXICANAS

Luis E. Eguiarte, Erika Aguirre-Planter, Enrique Scheinvar, Andrea González González y Valeria Souza¹⁷

Introducción

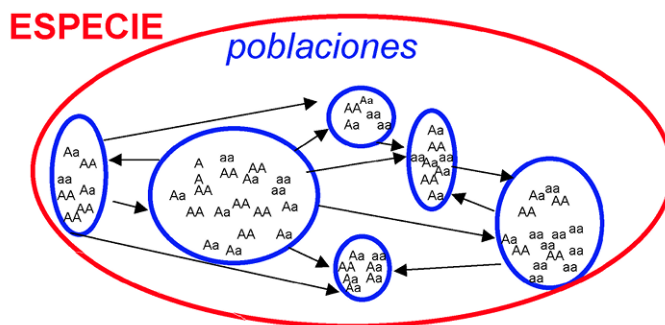
Las frecuencias alélicas, es decir, la proporción de cada uno de los alelos en un gen dado (generalmente denotadas por las letras p y q , ver Eguiarte, 1999) usualmente son diferentes entre las poblaciones que forman una especie. En la figura 1 se ilustra esta idea: hay seis poblaciones, cada una formada por distinto número de individuos homocigotos, AA o aa , o heterocigotos, Aa ; estas poblaciones están conectadas entre sí por diferentes tasas de flujo génico o tasas de migración, m , representadas por las flechas que conectan a estas poblaciones; cada población tiene distintas proporciones de genotipos y de los alelos A y a .

Las diferencias en las frecuencias alélicas entre las poblaciones son consecuencia de la acción de las fuerzas evolutivas a lo largo del tiempo y por eso funcionan como un archivo de la historia evolutiva de las poblaciones. La selección natural, al adaptar a cada una de las poblaciones a sus condiciones locales, aumenta la diferenciación, siempre y cuando las condiciones sean diferentes en cada localidad y el gen que se estudia tenga que ver con esta adaptación o se encuentre cercano en el cromosoma (ligado) a un gen seleccionado. Los efectos de la selección natural se exploran brevemente en Eguiarte (1999). La deriva génica es un proceso azaroso que ocasiona que diverjan las diferentes poblaciones de una especie y es más importante entre más pequeñas sean las poblaciones (Eguiarte, 1990; Eguiarte *et al.*, 2007). La mutación también incrementa la diferenciación genética, pero debido a que usualmente las tasas de mutación son muy bajas, su papel en generar diferenciación dentro de una especie es mínimo. Por el contrario, el flujo génico, también llamado migración, evita que diverjan los genes al moverlos entre las poblaciones que forman a una especie, al homogenizar las

frecuencias alélicas; es la violación al supuesto del equilibrio de Hardy-Weinberg que se refiere al “aislamiento” de la población y se puede definir como la incorporación de genes a una poza génica provenientes de una o más poblaciones diferentes.

Así, el flujo génico funciona como una fuerza evolutiva cohesiva, mantiene como un todo evolutivo a las especies y evita que sean demasiado diferentes cada una de las poblaciones que la forman (figura 1). La tasa de migración m es el parámetro que se necesita conocer para cuantificar la relevancia de este proceso en una población o conjunto de poblaciones, así como es necesario saber también los coeficientes de selección s o las adecuaciones w para saber la intensidad de la selección, o el tamaño efectivo para conocer la relevancia de la deriva génica (el azar) en la evolución. La tasa de migración m se define como la probabilidad de que un gen tomado al azar de una población sea migrante; en otras palabras, que no sea nativo de la población y que haya llegado en esa generación y de la misma especie. En este capítulo se revisan los aspectos más importantes en relación a la biología evolutiva, la genética de poblaciones del flujo génico y al estudio de la divergencia entre las poblaciones que forma a una especie dada.

Figura 1. Un modelo conceptual básico en genética de poblaciones. La especie, delimitada por un óvalo rojo, está formada por una serie de poblaciones en azul (seis en este caso) cada una con diferente número y proporción de individuos homocigos (AA y aa) y heterocigos (Aa). El flujo génico, representado por las flechas, homogeniza e impide que diverjan demasiado las poblaciones, dando coherencia y permitiendo que la especie evolucione en conjunto.



La estructura genética de las poblaciones

Las diferencias en las frecuencias alélicas entre las poblaciones constituyen la *estructura genética*. Cuando hablamos de una especie con *alta estructura genética* nos referimos a que se pueden detectar fuertes diferencias en las frecuencias alélicas entre las poblaciones. En contraste, en una especie con *baja estructura genética* las poblaciones que la constituyen son casi idénticas,

con nulas o muy pocas diferencias en las frecuencias alélicas. Entender las causas de la estructura genética, o sea las diferencias en las frecuencias alélicas, es la principal labor de la genética de poblaciones experimental.

En términos generales, detectar que las poblaciones de unas especies son muy distintas genéticamente (en otras palabras, que tienen una alta estructura genética) indica que los tamaños de las poblaciones han sido pequeños (o sea que las diferencias en las frecuencias alélicas entre las poblaciones se deben a intensa deriva génica) y/o que ha existido poco flujo génico (migración) entre estas poblaciones por mucho tiempo. La selección natural también puede causar estas diferencias; pero, como ya se mencionó, se espera que sólo genere diferencias en los genes relacionados con las adaptaciones o en genes ligados (muy cercanos en el cromosoma) a ellos.

Hay varios métodos para estimar la diferenciación y estructura genética poblacional, pero es importante recalcar que las diferentes medidas de estructura genética están relacionadas entre sí y se basan simplemente en analizar las diferencias en las frecuencias alélicas. Así, los métodos más sencillos comparan estadísticamente las frecuencias alélicas; otros métodos se basan en estimar la proporción de variación genética que se encuentran dentro y entre las poblaciones, empleando usualmente el estadístico F_{st} de Wright o sus análogos (que se explican más adelante), que permiten comparar de manera clara y cuantitativa las diferentes especies. Estos estimadores tienen la ventaja adicional de que nos pueden dar el estimado conjunto de la importancia de la deriva génica y el flujo, la Nm , que, como demostró Sewall Wright, nos indica si la deriva génica es importante (si Nm es muy pequeño, usualmente menor de 1) o si el flujo génico es el proceso evolutivo determinante (*i.e.*, si Nm es “grande”, usualmente mayor de 4).

Por último, hay diferentes medidas de *distancias genética* entre pares de poblaciones. La más conocida es la distancia genética de Nei, que refleja el número de sustituciones nucleotídicas a nivel DNA y se ha usado ampliamente en diferentes grupos de organismos. Esta distancia genética permite comparar la diferenciación genética en distintos niveles (por ejemplo, entre poblaciones, entre variedades o subespecies, o entre especies y aún entre géneros, familias, etc.).

Adicionalmente, podemos usar las distancias genéticas entre pares de poblaciones para la reconstrucción de las genealogías de poblaciones, ya sea utilizando métodos como el UPGMA o *Neighbor-joining*, o empleando estas distancias en análisis de aislamiento por distancia, graficando las distancias genéticas pareadas como función de la distancia geográfica, a veces con alguna transformación, y usualmente analizando la confiabilidad con una prueba de

Mantel, relacionadas con el pujante campo de la filogeografía (ver revisiones en Eguiarte *et al.*, 2007).

A continuación se analizan con mayor detalle algunos puntos conceptuales y metodológicos sobre la estructura genética, la diferenciación y el flujo génico, junto con varios ejemplos obtenidos de poblaciones naturales de plantas de México; grupo de organismos para el que actualmente tenemos más información en el país, que por tener una filogenia común e historia natural similar nos facilita las comparaciones. También se analizan otros puntos relacionados con la estructura genética, como la estimación de la endogamia, el grado de clonalidad y otros estudios de estructura genética a nivel fino, como las autocorrelaciones espaciales.

Frecuencias alélicas

El primer paso para analizar la estructura y diferenciación genética es la obtención de las frecuencias alélicas. En genes codominantes, como isoenzimas, microsatélites y secuencias de genes nucleares de copia única, la estimación de las frecuencias alélicas es relativamente sencilla y se desprende de los principios básicos de la genética de poblaciones, como ilustramos en Eguiarte (1999). Para consultar los detalles técnicos y las pruebas estadísticas relacionadas con su estimación se sugiere revisar a Eguiarte (1990) o a Hedrick (2005), por ejemplo.

En el caso de marcadores dominantes, como RAPDs, AFLPs e ISSRs, el problema se complica, ya que los heterócigos no pueden ser distinguidos (ver Eguiarte *et al.*, (2007)). A pesar de este problema, los marcadores dominantes son actualmente muy populares, ya que permiten analizar directamente (a nivel DNA) grandes secciones neutras del genoma (muchos loci), a un costo muy bajo, en especies en las cuales no hay datos genómicos previos. Usualmente se considera que las poblaciones están cerca del equilibrio de Hardy-Weinberg y se estima la frecuencia de los alelos recesivos (q) a partir de los individuos “sin banda”, como la raíz cuadrada de la frecuencia de las ausencias, esto es, $x = q^2$, siendo $q = x^{1/2}$. Por otro lado, la frecuencia de los alelos dominantes (p) es igual a $1 - q$ (ver Lynch y Milligan (1994) donde se proponen métodos para afinar la estimación de las frecuencias alélicas en estos casos). Otra opción es ignorar las frecuencias alélicas y trabajar con otros estimados de la diversidad, que permiten separar la variación genética en componentes dentro y entre las poblaciones, como el estimador de Shannon (Lewontin, 1972; ver por ejemplo Domínguez *et al.*, 2005).

Diferenciación entre poblaciones

Para detectar diferencias estadísticas significativas en las frecuencias alélicas entre las poblaciones se pueden realizar diferentes pruebas estadísticas equivalentes. La prueba de heterogeneidad en las frecuencias alélicas de Workman y Niswander (1970; ver también Hedrick (2005)) está basada en una Ji- cuadrada. Un ejemplo de su uso lo encontramos en Eguiarte *et al.*, (1993): mientras que en los adultos de la palma tropical *Astrocaryum mexicanum* (Tabla 1) hubo diferenciación genética significativa en cuatro de cinco loci (p menor de 0.02), en las semillas sólo fue significativo un loci, sugiriendo un alto flujo génico en la fecundación y posterior diferenciación genética a lo largo del ciclo de vida de la palma. Navarro-Quezada *et al.*, (2003) usaron la prueba combinada de Fisher (Sokal y Rohlf, 1995) en las tres especies más comunes (y muy cercanas entre sí) de *Agave* del desierto Sonorense (ver Tabla 2). Cuando se analizan las tres especies de *Agave* de manera conjunta se detectan diferencias en las frecuencias alélicas en todos los loci, pero esta diferenciación se reduce a sólo algunos de los loci en dos especies cuando se estudia cada una por separado: las especies son genéticamente diferentes, pero las poblaciones de una especie dada aún no han divergido, tal vez porque se mantiene flujo génico o porque estas poblaciones se separaron hace poco tiempo. En Eguiarte *et al.*, (2006) usamos la prueba exacta de Raymond y Rousset (1995) para comparar las frecuencias alélicas entre viveros y poblaciones silvestres cercanas del maguey mezcalero *A. cupreta* en la región de la Chilapa, Chilpancingo. Encontramos diferencias significativas entre poblaciones en 23 de los 28 loci (p menor de 0.05), aunque las diferencias totales entre todas las muestras no son muy grandes ($F_{st} = 0.11$, más adelante explicaremos este índice).

F_{st} y estimadores análogos

Sewall Wright (1951) introdujo un método para partir el coeficiente de endogamia en una población subdividida (F_{it}) entre el componente debido a apareamientos no-aleatorios dentro de poblaciones (F_{is}) y a la subdivisión entre poblaciones (F_{st}); así, la endogamia total tendría un componente generado por la cruce entre parientes dentro de una población (F_{is}) y otro por el balance entre la deriva génica y el flujo génico (F_{st}). La definición original de Wright se basa en el coeficiente de endogamia. De este modo, los estadísticos F pueden ser vistos como la correlación entre genes homólogos tomados de un nivel de la subdivisión en relación con cualquier otro nivel superior. La correlación entre los genes dentro de los individuos (I) en relación con los genes de la población total (T) es representada por F_{it} , que corresponde con la endogamia total; la

correlación entre genes dentro de los individuos en relación con los de la subpoblación (S) es representada por F_{is} , mientras que la correlación entre los genes dentro de la subpoblación en relación con los de la población total está representada por F_{st} , que es igual a la probabilidad de que dos alelos idénticos por descendencia (*identical by descent*, provenientes de una población ancestral) se combinen en un cigoto.

Los estadísticos F se relacionan entre sí de la siguiente manera: $(1 - F_{it}) = (1 - F_{st})(1 - F_{is})$ y por lo tanto $F_{st} = (F_{it} - F_{is}) / (1 - F_{is})$.

La estimación de la F_{st} es más fácil de visualizar siguiendo la definición de Nei (1973): $F_{st} = (H_t - H_s) / H_t$, donde H_t es el promedio de la heterocigosis esperada en la población total para todos los loci y H_s es el promedio de la heterocigosis esperada dentro de subpoblaciones para todos los loci. F_{st} mide la reducción en la heterocigosis debida a diferenciación genética entre poblaciones.

También se puede definir la F_{st} en términos de las varianzas en las frecuencias alélicas entre las poblaciones, lo cual puede ser más intuitivo: $F_{st} = \text{Varianza}(p) / (p(1-p))$; entre mayor haya sido la deriva génica, mayor será la varianza, es decir, las diferencias entre las frecuencias alélicas entre poblaciones.

Adicionalmente, hay otras variantes en la estimación de la F_{st} y sus equivalentes que conviene mencionar. Inicialmente Wright (1951) la definió solo para un locus con dos alelos. La formulación de Nei (1973) ya mencionada, permite incluir un número ilimitado de alelos por loci, en términos de la comparación en la heterocigosis, y la llamó G_{st} . Posteriormente, Weir y Cockerham (1984) desarrollaron un algoritmo que hace una partición de la varianza análoga a un análisis de la varianza (ANOVA); a esta estimación se le llamó coeficiente de coancestría o theta, que tiene la ventaja de estar menos sesgado que las otras dos estimaciones y permite manejar de manera adecuada diferencias en los número de individuos y loci entre localidades. Más recientemente, Excoffier (ver revisión en 2001) generalizó el método anterior en el AMOVA (Analysis of Molecular Variance), que tiene menos requerimientos estadísticos y resulta menos sesgado que una estimación de F_{st} normal; se puede estimar a varios niveles jerárquicos (subpoblaciones, poblaciones en una región, entre regiones, subespecies, etc.) y es especialmente útil para datos dominantes (como RAPDs, ISSRs, AFLPs, etc.). Para otros modelos de mutación, como el *stepwise mutation model*, que se supone siguen los microsatélites, se han propuesto otras medidas, como la R_{st} , o para datos tipo secuencias de DNA, como la N_{st} (ver revisión en Excoffier,

2001).

La F_{st} tiene varias características que la han hecho atractiva para los biólogos evolutivos. En primer lugar, su interpretación es relativamente sencilla: si es $F_{st} = 0$, quiere decir que las frecuencia alélicas son idénticas en todas las poblaciones estudiadas, o sea que aún no ha habido diferenciación entre ellas (*i.e.*, $H_t = H_s$). El máximo posible es de uno, cuando cada población esta fija en alelos diferentes (*i.e.*, $H_s=0$), es decir, que las frecuencias alélicas de las poblaciones que estudiamosson completamente diferentes. Otra ventaja de la F_{st} es que, como ya se mencionó, a partir de la ella se puede obtener una aproximación de Nm si se ha llegado al equilibrio deriva-migración.

Adicionalmente, la F_{st} se ha calculado en gran cantidad de organismos, por lo cual se facilita su comparación. En la tabla 1 se muestran algunos valores en plantas mexicanas. Por ejemplo, en el primer estudio donde se evaluó al F_{st} en México, en las poblaciones silvestres del centro de México del frijol ayocote *Phaseolus coccineus*, el resultado fue de 0.203, valor intermedio para una herbácea, el cual podemos comparar con los valores en árboles tropicales que tienen un rango que va desde valores muy pequeños de diferenciación, como 0.026 en *Psychotria faxlucens* y 0.029 en *Cecropia obtusifolia*, ambas de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, a valores similares como 0.23 en el mangle rojo (*Rhizophora mangle*) en ambas costas de México, o aún más altos, como 0.51 en *Antirhea aromatica*, una planta microendémica en peligro de extinción.

La tabla 3 muestra comparaciones para estimaciones de F_{st} y R_{st} en microsatélites de cloroplasto en las cuatro especies de una conífera y los oyameles (*Abies*) del sur de México, junto con una comparación con las estimaciones de F_{st} para genes nucleares (isoenzimas) (Aguirre-Planter, 2005): en general, las estimaciones de diferenciación son parecidas con los dos métodos, excepto en *A. flinckii*, donde la F_{st} es muy baja, la R_{st} en *A. hickeli* es baja y en *A. religiosa* resulta elevada.

Es importante tener cuidado al interpretar la F_{st} cuando se compara los valores obtenidos en diferentes especies, ya que el muestreo en distintos estudios puede ser muy contrastante: algunos se realizan en una sola localidad, analizando partes de una población o manchones de individuos aislados por metros, por ejemplo los estudios de árboles tropicales en Los Tuxtlas que mencionamos anteriormente; mientras que en otros estudios se analizan poblaciones separadas por cientos o miles de kilómetros, como el estudio del mangle rojo o de los oyameles (*Abies*) que se mencionó en párrafos anteriores. Ciertamente, aunque la diferenciación genética depende de los detalles de biología e historia de cada especie, en los estudios que contemplan un área

geográfica más pequeña se puede esperar menor diferenciación (medida como F_{st}) que en estudios que abarcan una área muy grande.

Para marcadores dominantes se ha sugerido que es mejor realizar la partición de la varianza del AMOVA con los haplotipos, como lo hicieron Peakall *et al.*, (1995) con las muestras tejanas y mexicanas del pasto *Buchloe dactyloides*, o usar estimaciones de diversidad independientes de una estimación de la frecuencias alélicas (emplear por ejemplo las estimaciones de diversidad genética usando el índice de Shannon que ya se mencionó), como hicieron Domínguez *et al.*, (2005) en un árbol pequeño de las selvas secas de la región de Chamela, *Erythroxylum havanense*, pariente cercano de la planta de la coca. En este último estudio estimaron el equivalente a la F_{st} de 0.094, mientras que un AMOVA indicó una diferenciación del 0.137. En el estudio mencionado de las cuatro especies sureñas de *Abies*, Aguirre-Planter (2005) estimó la varianza en diferentes niveles usando microastélites de cloroplasto y con un AMOVA determinó que 88.4% de la variación se encontraba dentro de las poblaciones, 5.50% se debía a las diferencia entre las poblaciones de una misma especie y que sólo 5.66% se podía adscribir a diferencias entre especies, lo cual es congruente con los análisis de isoenzimas para las mismas especies donde sólo el 5.6% de la variación se debía las diferencias entre especies (Aguirre-Planter *et al.*, (2000); ver también tablas 1 y 3 y Jaramillo-Correa *et al.*, (2008)).

Estimaciones de endogamia: F_{is}

Asociado a las F_{st} , generalmente se calculan los otros índices F de Wright cuando los marcadores son codominantes (cuando se puede diferenciar a los individuos heterócigos), de las cuales el más relevante es la F_{is} . En términos generales, podemos definir a las $F_{is} = (H_s - H_o) / H_s$, donde H_s es la heterocigosis promedio por subpoblación y la H_o es la heterocigósisis observada; si se calcula para una sola población, la F_{is} corresponde al índice de fijación o de endogamia, F (Eguiarte, 1990; para revisiones sobre la biología de la endogamia, ver Eguiarte y Piñero, 1999 y Eguiarte *et al.*, 1999). La F_{is} describe la distribución de los genotipos dentro de las poblaciones y nos indica qué tan lejos se encuentra una población del equilibrio de Hardy-Weinberg (*i.e.*, las frecuencias de genotipos que se obtendrían si los apareamientos son al azar). La F_{is} es de cero si las poblaciones se encuentran en las proporciones esperadas si los apareamientos fueran estrictamente al azar (Hardy-Weinberg), y puede llegar hasta uno si sólo se encuentran individuos homócigos en la población (lo cual generalmente es una consecuencia de la endogamia extrema). Si la F_{is} es

negativa, quiere decir que se tiene un exceso de heterocigos. Por ejemplo, en *Astoracryum mexicanum* (Tabla 1) Eguiarte *et al.*, (1992) encontraron una F_{is} promedio en adultos de -0.42 y en semillas de -0.2. En ambos casos es negativa, pero el exceso de heterocigos es mayor en los adultos, tal vez como consecuencia de que los individuos heterocigos funcionan y sobreviven mejor que los homocigos (proceso llamado heterosis).

Otros valores de F_{is} se muestran en la tabla 1, donde se muestran especies con F_{is} muy positivas, con una alta endogamia resultado de una autofecundación regular, como el frijol común, *P. vulgaris* ($F_{is} = 0.6$), el mangle rojo, que tiene una $F_{is} = 0.45$, el cactus endémico de las costas de Baja California, *Stenocereus eruca* $F_{is} = 0.739$, o algunas compuestas en el Pedregal de San Angel, que llegan a una $F_{is} = 0.895$. El principal determinante de la endogamia en las poblaciones vegetales es la probabilidad de que una semilla sea el resultado de polinización cruzada (*outcrossing rate*), t (Eguiarte, 1990, Eguiarte *et al.*, 1999). Indirectamente, si toda la endogamia se debe a autofertilización, se puede calcular la $t = 1 - F / 1 + F$.

Flujo génico

Una vez definidas las medidas básicas de diferenciación genética, podemos discutir con cuidado la biología evolutiva del flujo génico o migración. Fundamentalmente, el flujo génico consiste en el movimiento de genes de una población a otra. Puede generarse por el movimiento de gametos, de semillas o de individuos juveniles o adultos; o, pensando en genomas, puede deberse a la incorporación a una población de genes nucleares o de genomas uniparentales, como el de la mitocondria o el cloroplasto, que generalmente son heredados sólo por vía materna. También puede referirse a la extinción y recolonización de poblaciones enteras (procesos llamados de metapoblaciones) (Slatkin, 1985a, ver Hedrick 2005 para un análisis del tema en términos de genética de poblaciones).

Durante algún tiempo se pensó que el flujo génico era, en general, muy restringido y de poca importancia evolutiva, y que la selección natural es la que mantiene unificadas a las especies (ver por ejemplo la revisión de Levin (1981)). Sin embargo, al estimar experimentalmente con métodos moleculares y ecológicos el flujo génico en distintas especies, se ha observado que los niveles pueden ser bastante altos y que de esta manera pueden actuar como una fuerza que mantiene integradas (cohesivas) a las especies.

El flujo génico es un componente fundamental de la estructura poblacional, ya que sus patrones y niveles determinan hasta qué grado cada población de

una especie es una unidad evolutiva independiente y la tasa de movimiento de genes de una población a otra afecta de manera importante a las especies; por ejemplo, puede determinar la persistencia y adaptación de poblaciones locales, las tasas de extinción de las poblaciones y especies, la evolución de los rangos de adaptación y distribución de las especies, y de muchas propiedades ecológicas. Si el flujo génico entre poblaciones de una especie es alto, entonces todas las poblaciones evolucionan de manera conjunta, pero, si es muy bajo, las poblaciones de una especie empiezan a divergir y pueden evolucionar casi independientemente. Si continúa la diferenciación, puede llegar a surgir aislamiento reproductivo y en consecuencia el establecimiento de linajes evolutivamente independientes (o sea, se da un proceso de especiación). Qué tanto flujo génico es necesario para prevenir la evolución independiente de las poblaciones de una especie dependerá de la intensidad de las otras fuerzas evolutivas.

Una medida que resulta fácil de calcular, como se verá más adelante, y que es conceptualmente muy útil, es la Nm , que es la multiplicación del tamaño efectivo (N_e) por la tasa de migración (m) y nos habla del número de *migrantes efectivos*, el número de organismos que llegan a una población y se incorporan a su poza génica, que es una cantidad interesante, ya que es un número absoluto y no necesitamos conocer el tamaño efectivo, que puede ser muy complicado. Si Nm es alto (generalmente se mencionan cuatro, como vamos a ver adelante), el flujo génico supera los efectos de la deriva génica y previene la diferenciación local. Si Nm es pequeño (menor a uno), entonces se puede decir que la deriva actúa independientemente en cada una de las poblaciones. Se han utilizado distintos métodos, directos e indirectos, para tratar de medir estas tasas de flujo génico que se revisarán brevemente a continuación.

Métodos directos para estimar el flujo génico

Estos métodos se basan en observaciones o experimentos que miden el grado de dispersión de gametos o individuos, para estimar directamente la tasa de migración (m) con estos datos ecológicos y demográficos. Por ejemplo, se puede estudiar la dispersión de individuos marcados con etiquetas, anillos, radiotransmisores o de sus gametos marcados. En el caso de plantas los granos de polen se puede marcar con polvos fluorescentes u otros tintes, o radiactivamente. Actualmente, los métodos que usan marcadores moleculares son comunes los cuales forman parte del floreciente campo de la ecología molecular (Eguiarte *et al.*, 2007).

Así, hoy en día es común realizar análisis de parentesco usando marcadores moleculares variables que permiten identificar a los padres, y después

cuantificar el patrón del movimiento y los niveles de dispersión de los genes. En su estudio pionero con la monocotiledónea *Chamaelirium luteum*, Meagher (1986) cuantificó la varianza con el éxito reproductivo como una función de la distancia entre individuos reproductivo a partir de datos de análisis de paternidad. Modificaciones subsecuentes a estas ideas se han utilizado para el estudio detallado del movimiento de genes en poblaciones (Devlin y Ellstrand, 1990; Roeder *et al.*, 1989; Smouse y Meagher, 1994). Análisis detallados de parentesco nos permiten estimar la distribución de las distancias de dispersión y examinar el movimiento de genes por polen y semilla (Eguiarte, 1990; Eguiarte *et al.*, 1993) dentro de una población.

Las estimaciones obtenidas con este tipo de datos son una importante herramienta para predecir y corroborar otras estimaciones directas experimentales e indirectas inferidas de la distribución de las frecuencias alélicas. De cualquier manera, vale la pena mencionar que las predicciones de las medidas directas y las estimaciones indirectas pueden diferir por varias razones. Las medidas directas estiman la migración con una muestra (que puede ser muy pequeña y sesgada) dentro de un área determinada, que no es necesariamente una población; por otra parte, usualmente en estos experimentos no se sabe si el migrante se reproduce exitosamente, por lo que no pueden ser entendidas directamente como flujo génico a largo plazo, ya que sólo son los valores del flujo génico que ocurre en el periodo en el que se midió, generalmente uno o pocos eventos reproductivos (Whitlock y McCauley, 1999); también subestiman la frecuencia de la dispersión a larga distancia (ya que estos eventos son difíciles de detectar, pero tienen un efecto importante en incrementar el N_e), y no estiman la importancia de extinciones y recolonizaciones como una fuente de flujo génico (Slatkin, 1985a).

Métodos indirectos para estimar el flujo génico

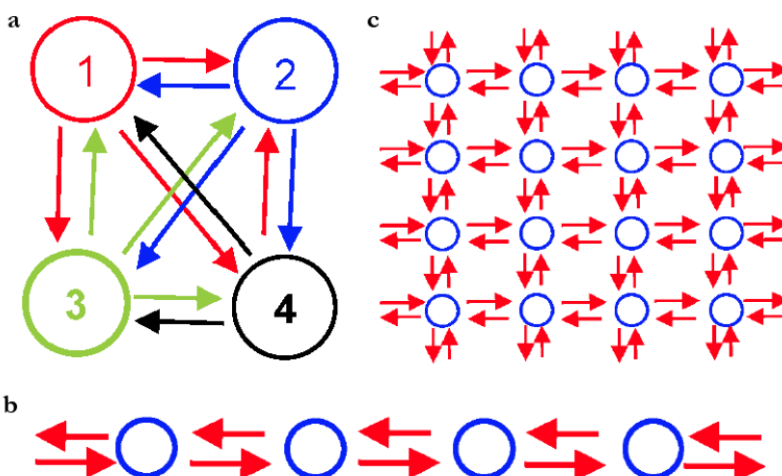
Los métodos indirectos se basan en el análisis de la distribución espacial de alelos en las poblaciones; de esta manera se hacen inferencias de los niveles o patrones de flujo génico en las poblaciones usando diferentes modelos, algunos de los cuales se ilustran en las figuras 1 y 2 (Slatkin, 1985a). La mayoría de los modelos teóricos de flujo génico surgen de los conceptos desarrollados por Sewall Wright, basados en poblaciones continuas y utilizando un enfoque de aislamiento por distancia, o en poblaciones que funcionan como islas que se diferencian por mutación y deriva génica (Wright, 1943).

El modelo usado comúnmente para estimar flujo génico es el modelo de islas infinitas (*infinite islands model*) de Wright (1951) (ver figura 2a). Este modelo considera condiciones en equilibrio, o sea qué tan diferentes son las

frecuencias alélicas a las que llega un grupo de poblaciones en las que la deriva génica elimina a la variación genética y el flujo génico la incrementa; si se mantienen las tasas de flujo génico y el tamaño efectivo, después de un tiempo se llega a un equilibrio dinámico. El modelo inicial considera un número muy grande (infinito) de islas o poblaciones, todas con exactamente el mismo tamaño poblacional que intercambian migrantes entre cualquiera de las islas con la misma probabilidad a una tasa de migración m que no cambia en el tiempo. Las poblaciones pueden ser tratadas como réplicas y el modelo se puede caracterizar con sólo dos parámetros: el tamaño poblacional (N) y la tasa de migración (m). La importancia de la deriva génica es proporcional a $1/N$, mientras que la importancia del flujo génico es proporcional a m (Slatkin, 1985a).

Otro modelo de flujo génico es el de *stepping-stone*, introducido por Kimura (1953), que se ilustra en las figuras 2b y 2c. En este modelo las poblaciones se localizan en una especie de enrejado de una, dos o tres dimensiones y los individuos sólo pueden moverse entre poblaciones adyacentes, es decir, el flujo sólo puede darse entre las poblaciones cercanas en una generación, pero los resultado del equilibrio, aunque análogos a los del modelo de Wright, son más complicados y menos generales.

Figura 2: Dos posibles modelos de flujo génico. a) Modelo de islas para el caso de cuatro poblaciones. Cada población está conectada a las otras por las mismas tasas de flujo génico, m . b) El modelo de flujo génico de *stepping-stone* de Kimura (1953) en dos dimensiones. En cada generación los genes sólo pueden moverse entre las poblaciones adyacentes. Este podría ser el caso de poblaciones a lo largo de ríos, como los ahuehuetes, o las poblaciones en las costas del mangle rojo descritas en el texto (ver Nunez-Farfán *et al.*, 2002). c) El modelo de flujo génico de *stepping-stone* en tres dimensiones, al que se aproximan muchas poblaciones naturales.



Para estimar el flujo génico con un método indirecto, usualmente se emplea la fórmula de Wright (1951), cuando la F_{st} llega al equilibrio entre deriva génica y migración en el modelo de islas infinitas: $F_{st} \approx 1/(4Nm + 1)$; despejando, $Nm \approx (1/F_{st} - 1)/4F_{st}$. En este modelo Wright (1969) encontró que una Nm mayor a uno por generación es suficiente para contrarrestar la diferenciación genética como consecuencia de una deriva génica (en la figura 3 se ilustra el equilibrio para $Nm = 5$ y 50), o sea que si Nm es mayor que uno, la deriva génica es despreciable y el flujo génico hace que todas las poblaciones evolucionen de manera cohesiva como un conjunto. Como se mencionó anteriormente, Nm se puede interpretar como el número de migrantes efectivos. Un solo individuo que se mueva entre poblaciones por generación puede ser suficiente para evitar que las poblaciones diverjan. Mientras que si Nm es menor de uno, la deriva génica juega un papel cada vez más importante, hasta que domina todo el proceso y las poblaciones divergen fuertemente, como se ilustra en la figura 3 para $Nm = 0.5$ y $Nm = 0.05$.

Crow y Aoki (1984) encontraron que si se considera la mutación y a un número finito de islas (*N-island model*) donde el equivalente para alelos múltiples de F_{st} es G_{st} de Nei (1973), la G_{st} es aproximadamente igual a $1/(4Nm\alpha + 1)$, donde $\alpha = [n/(n-1)]^2$ y n es el número de subpoblaciones. Esta corrección es relevante si se estudian pocas poblaciones; si son muchas las poblaciones analizadas, ambas estimaciones (*i.e.*, Wright (1951) y Crow y Aoki (1984)) dan valores similares. Slatkin y Barton (1989) demostraron que esta estimación de la Nm a partir de la F_{st} es uno de los métodos más consistentes para inferir indirectamente (comprada con otros métodos, como el uso de alelos raro o únicos, ver más adelante) y por eso es la aproximación que generalmente se utiliza para estimar indirectamente Nm .

No hay que olvidar que los valores calculados de Nm dependen directamente de nuestra estimación de la F_{st} , y la estimación final de Nm reflejará los errores que haya en la estimación de la F_{st} ; por esta y otras razones, la utilidad de estos métodos ha sido severamente cuestionada por algunos autores (Whitlock y McCauley, 1999; Neigel, 2002); sin embargo, la mayor parte de los genetistas de poblaciones las consideran aproximaciones sencillas y útiles (ver discusión en Hedrick, 2005). Ejemplos de estimaciones de Nm en *Agave* y en *Abies* se muestran en las tablas 2 y 3.

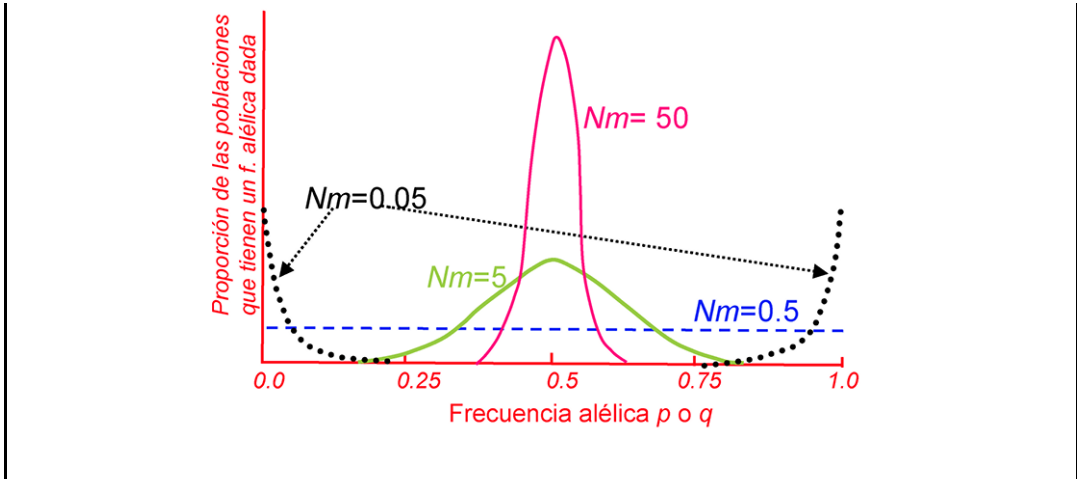
¿En cuánto tiempo se llega al equilibrio en la F_{st} ? Este es un problema relevante para nuestras inferencias, que se muestran en la figura 4. Si se tarda mucho tiempo en llegar al equilibrio entre migración y deriva génica, es posible que las poblaciones que se están estudiando no hayan alcanzado este equilibrio

y sean más parecidas de lo que van a ser una vez que lleguen al equilibrio; así, esta estimación de Nm sugeriría tamaños efectos y/o una tasa de migración mayores que las reales. En términos generales, se llega al equilibrio en unas 150 generaciones si la tasa de migración es relativamente alta ($m= 0.01$) y el tamaño efectivo es pequeño ($N=100$) (figura 3, en color rosa), mientras que si la tasa de migración es más pequeña ($m= 0.001$) y el tamaño efectivo mayor ($N=1,000$) tomará un orden de magnitud mayor, unas 1,500 generaciones, en llegar al equilibrio, como se ve en color verde en la figura 3 (Crow y Aoki, 1984; Hedrick, 2005). Los casos en los cuales el tamaño efectivo es muy grande y la tasa de migración muy pequeña, van a dar sobrestimaciones del flujo génico en la mayoría de los casos.

Otros métodos para estimar indirectamente el flujo génico

Otro método popular para estimar Nm es el de “alelos privados” (Slatkin 1981, 1985b), en el cual se analizan las frecuencias alélicas de diferentes poblaciones y se obtiene $p(1)$, que es la frecuencia promedio de los alelos que sólo están en una de las poblaciones analizadas, que son los alelos únicos o “privados”. Slatkin (1985b) encontró que en el modelo de islas y el de *stepping stone* $\log_{10}[p(1)]$ está linealmente relacionado a $\log_{10}(Nm)$, entonces $\log_{10}[p(1)] = (a \log_{10}(Nm) + b)$, donde $p(1)$ es la frecuencia promedio de los alelos privados y a y b son constantes determinadas por datos simulados y dependen del número de individuos muestreados en cada población (para detalles ver Slatkin, 1985b).

Figura 3. El balance entre flujo génico y deriva según Sewall Wright (1969). Se muestran las distribuciones en el equilibrio (después de mucho tiempo) que alcanzan n -poblaciones derivadas de una sola población original, si mantiene constantes sus tamaños efectivos, N_e y las tasas de migración m , entre ellas, y en este ejemplo todas inician con la misma frecuencia alélica, $p=q= 0.5$. Si hay mucho flujo génico, como en el caso de $Nm= 50$, la mayoría permanece cerca de las frecuencias alélicas originales, de 0.5, y se genera una campana muy alta alrededor de la frecuencia alélica original, que se muestra con la curva de color rosa, lo cual indica que el flujo génico es la fuerza dominante y ha habido poca diferenciación entre ellas. Si el flujo génico o el tamaño efectivo son menores, comienza a actuar la deriva génica y se obtiene una campana más plana, como se ve en $Nm= 5$, en color verde. Si el N_e es aún menor, o la migración más pequeña, la deriva génica y el flujo son similares, y se produce una distribución plana que se muestra en color azul en una línea partida para una $Nm=0.5$, lo que quiere decir que las poblaciones pueden estar en cualquier frecuencia alélica. Si el Nm es aún menor, el proceso queda determinado por la deriva génica, las poblaciones van perdiendo su variación genética, la mitad se encuentra cerca de un $q= 1$ y la otra mitad alrededor de una $q= 0$, como se muestra con la línea negra punteada para $Nm= 0.05$.



Este método y la estimación de Nm a partir de F_{st} son parecidos, ya que ambos se basan en el análisis de la dispersión de la distribución de las frecuencias alélicas entre poblaciones. Sin embargo, simulaciones han demostrado que el método de alelos privados es más sensible a errores en la estimación y muestreo de las frecuencias alélicas (Slatkin y Barton, 1989). Por ejemplo, Aguirre-Planter *et al.*, (2000; tabla 3) en los oyameles mencionados estimaron Nm con diferentes métodos relacionados a la F_{st} para isoenzimas y con los alelos privados, y obtuvieron estimaciones similares, lo mismo que Navarro-Quezada *et al.*, (2003) trabajando en el grupo de especies relacionados a *Agave deserti* con datos de RAPDs (tabla 2). Navarro-Quezada *et al.*, (2003) también usaron otro método cualitativo sugerido por Slatkin (1981), que consiste en graficar las frecuencias alélicas promedio por población, como función de la proporción de poblaciones que lo presentan, y luego compararlo con las simulaciones obtenidas por Slatkin (1981) para modelos de islas y de *stepping stone*. En este análisis, *A. subsimplex* y *A. cerulata* se aproximaron a una $m = 0.1$, mientras que en *A. deserti* fue más bajo, cercano a $m = 0.05$.

Distancias genéticas

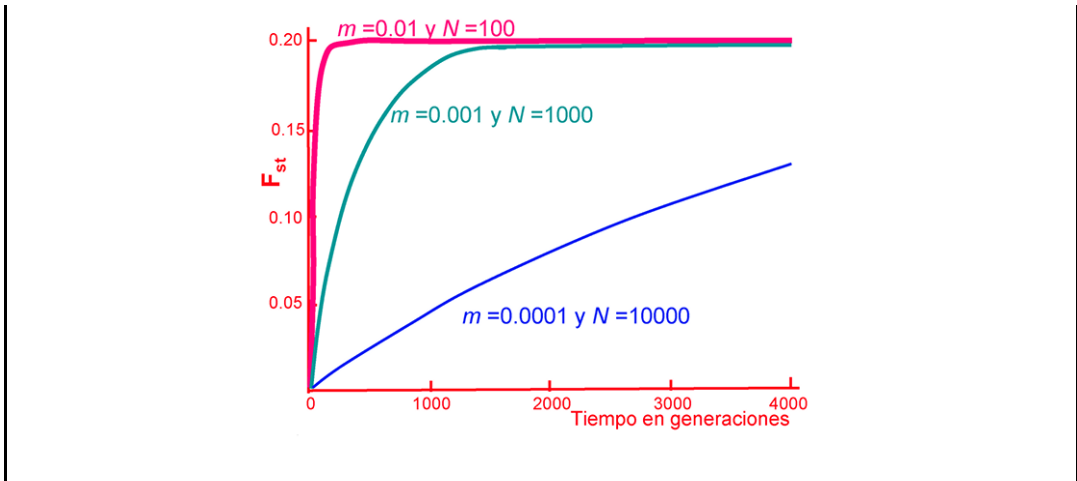
Los índices de distancia genética se calculan entre pares de poblaciones y describen el grado de diferenciación genética entre estas dos poblaciones. Hay varios índices de distancia genética, algunos diseñados originalmente para análisis cuantitativo de datos multivariados y otros desarrollados para realizar de forma explícita estudios evolutivos. Nei (1987, págs. 208 a 253) hace una buena revisión de esta extensa literatura. Así, se puede calcular directamente la F_{st} entre dos poblaciones y usar esta medida como distancias genética o usar la estimación indirecta de Nm (M en la nomenclatura de Slatkin (1993, 1994)).

Sin embargo, la medida de distancia genética más usada es la *Distancia de*

Nei, D (1972, 1973) a la que se han hecho a su vez varias modificaciones (Nei, 1987). Este índice pretende estimar el número de mutaciones que a nivel nucleotídico se han acumulado en las secuencias de dos linajes durante el tiempo que ha transcurrido desde su divergencia original. La idea (Nei, 1987, págs. 218 a 219) es que los diferentes alelos, o la presencia o ausencia de los “loci” en el caso de marcadores relacionados al PCR, como RAPDs o ISSRs, se origina gracias a que un codón, o una base nucleotídica en el caso de marcadores relacionado al PCR, es distinto. Por lo tanto, a partir de datos de frecuencias alélicas, debería ser posible calcular estadísticamente el número promedio de las diferencias en los codones o en las bases nucleotídicas por locus. Dado que este número es una medida directa de las diferencias genéticas entre dos poblaciones, se le considera como una medida de distancia genética (Nei, 1972, 1973).

Según Nei, el promedio en el número neto de sustituciones nucleotídicas D está dado por $D = -\log_e I$, donde I (la Identidad Genética) $= J_{xy} / (J_x J_y)^{1/2}$, y $J_x =$ sumatoria de x_i^2 (la suma de las frecuencias alélicas al cuadrado en la población 1), $J_y =$ sum y_i^2 (la sumatoria de las frecuencia alélicas al cuadrado de la población 2), y $J_{xy} =$ sumatoria del producto, para cada alelo, de las frecuencia alélicas en la población 1 por la frecuencia alélica de ese mismo alelo en la otra población. Si las frecuencias alélicas son las mismas, $J_x = J_y$, y la I nos da 1 (la identidad I es lo máximo posible), mientras que si no comparten ninguno de los alelos, las J_{xy} va a ser 0, y la I nos da de 0 (la identidad I es la menor posible). La D , por lo tanto, toma valores de 0 si las poblaciones son idénticas; a infinito, si son completamente diferentes. Si no ha pasado mucho tiempo, menos de un millón de años, Nei (1987, pág. 237) sugiere que la $D = 2\alpha t$, donde $\alpha =$ la tasa de mutación por locus por año. Nei (1987) propone que si la α del marcador genético es 1×10^{-7} , el tiempo de separación entre dos poblaciones sería $t = 5 \times 10^6 D$ (ver Nei, 1987, pág. 237).

Figura 4. El incremento de la diferenciación entre poblaciones, definido como la F_{st} en el tiempo en generaciones, como función del tamaño efectivo, N_e y la tasa de migración entre ellas, m . Si los tamaños efectivos N_e son pequeños (menos de 100) y las tasas de flujo génico m son altas (mayores de 0.01) se llega a la F_{st} en equilibrio en cerca de unas 150 generaciones. Si los tamaños efectivos son mayores, tarda mucho más tiempo; por ejemplo, si N_e es 1000 y m es de 0.001, tarda un orden de magnitud mayor, cerca de 1,500 generaciones en llegar al equilibrio. Con tamaños efectivos muy grandes y tasas de migración muy pequeñas puede tardar muchos miles o millones de generaciones en llegar al equilibrio en la diferenciación. Modificado de Hedrick (2005).



Por ejemplo, en el complejo de *Agave deserti*, en el desierto de Sonora mencionado, al comparar las poblaciones dentro de cada especie, Navarro-Quezada *et al.*, (2003) encontraron una D de Nei = 0.032 (SE+ 0.004, 23 comparaciones), que con la fórmula anterior daría 160 mil años, mientras que si se comparan las tres especies (*A. cerulata*, *A. deserti* y *A. subsimplex*) D aumenta a 0.041 (SE +- 70.003, 63 comparaciones), que da 205 mil años de separación, substancialmente menor que la fecha previamente sugerida de unos 5 millones de años, considerando la separación de la península de Baja California (Gentry, 1982). Así, la distancia D de Nei indica que las poblaciones de *Agave* migraron a la península mucho tiempo después de que se originó y se han diferenciado muy recientemente, lo cual también corresponde con las estimaciones de entre 7.8 y 10.1 millones de años para el origen del género *Agave* completo (Good-Avila *et al.*, 2006). Pero estas estimaciones tendrán que calibrarse con tasas de mutación más específicas, ya que no se sabe exactamente la tasa de mutación para los marcadores usados en estos estudios, los marcadores dominantes llamados RAPDs.

Aislamiento por distancia

Con el fin de saber si una especie sigue un modelo de aislamiento por distancia (Wright, 1943), es decir, para analizar si hay una correlación entre las distancias geográficas y las distancias genéticas entre pares de poblaciones, se puede hacer una comparación formal con una prueba de Mantel (1967). Independientemente de las distancias genéticas estimadas, la idea es la misma: si detecta una correlación positiva significativa entre la distancia geográfica y la genética, hay evidencias de aislamiento por distancias; esto es, que el flujo génico es limitado y localizado entre las poblaciones cercanas. El aislamiento por distancia produce que las poblaciones más cercanas en el espacio sean más

cercanas genéticamente, debido a que hay más flujo génico entre las poblaciones que quedan contiguas que entre las más alejadas.

La forma específica de graficar los datos puede permitir entender mejor a cuál de los posibles modelos de estructura genética y flujo se ajustan las poblaciones reales, y de esta manera hacer inferencias sobre la magnitud de sus tasa de migración (Slatkin, 1994; Rousset, 2001). Por ejemplo, la distancia genética que se usa en los análisis de aislamiento por distancia puede ser la distancia genética de Nei D , como hizo Navarro-Quezada *et al.*, (2003, figura 5); se puede usar el logaritmo de las estimaciones de Nm pareadas (M), como recomienda Slatkin (1993, 1994), análisis que se realizó en el estudio de Aguirre-Planter *et al.*, (2000), o seguir la sugerencia de Rousset (2001) de graficar $F_{st} / (1 - F_{st})$.

En la figura 5 se ilustran los análisis de aislamiento por distancia usando 90 loci de ISSRs de la tesis de maestría de Enrique Scheinvar (2008), y se muestran los datos de 15 poblaciones del complejo *Agave cupreata* y *A. potatorum* colectadas en los estados de Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Puebla; cada punto representa una comparación entre dos de estas poblaciones. La figura 5a muestra la correlación entre las distancias genéticas de Nei D (1972) y las geográficas, mientras que la figura 5b grafica la correlación de las estimaciones de Nm derivadas de la F_{st} contra la distancia geográfica. Es claro que a mayor distancia geográfica aumenta la diferenciación genética (esta última medida como la distancia genética de Nei D) y, como consecuencia, disminuye la Nm . Recordemos que Nm es la cantidad de migrantes efectivos por generación, entre más cercanas se encuentren las poblaciones, Nm es mayor y hay más migrantes, mientras que a mayor distancia Nm se reduce, ya que es más difícil que lleguen individuos migrantes. Es interesante señalar que en la figura 5 hay mucha dispersión en los puntos, es decir que no quedan todas las comparaciones pareadas sobre una línea recta. Esta dispersión indica que hay poblaciones cercanas con poco flujo génico y otras más lejanas con niveles de flujo relativamente elevados, lo cual muestra que la orografía y la ecología también son importantes para determinar los patrones de flujo y dispersión, no solo la distancia.

Estructura genética fina

Dentro de una población se puede estudiar su grado de diferenciación espacial con diferentes metodologías. En muchos casos se analizan diferentes muestras dentro de una población relativamente grande y continua. Por ejemplo, Eguiarte *et al.*, (1992, 1993) estudiaron varias poblaciones de la palma tropical *Astrocaryum mexicanum* en la selva tropical de Los Tuxtlas en Veracruz. En esas

poblaciones se analizaron todos los organismos, y con los datos de los marcadores genéticos se hicieron inferencias sobre el flujo génico, la vecindad genética y el tamaño efectivo de manera directa e indirecta.

En otro estudio con un árbol de la misma selva tropical de Los Tuxtlas (*Cecropia obtusifolia*), Epperson y Alvarez-Buylla (1997) estudiaron esta diferenciación local en las poblaciones con un método de auto-correlaciones espaciales entre las frecuencias alélicas. Estos métodos analizan cómo cambian las frecuencias alélicas en el espacio, con gráficas en las que se determina la distancia con la cual los organismos dejan de parecerse genéticamente más de lo esperado.

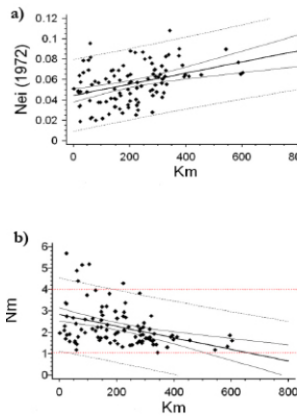
Figura 5. Análisis de aislamiento por distancias en un conjunto de 15 poblaciones del complejo *A. cupreata* y *A. potatorum* de Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Puebla, estimados con 90 loci de ISSRs (Scheinvar (2008)). Cada punto representa una comparación entre dos de las poblaciones.

a) Distancias genéticas de Nei D (1972) vs la distancia geográfica.

b) Estimaciones de Nm a partir de la F_{st} vs la distancia geográfica. Como referencia se marcan los umbrales de $Nm = 1$ y $Nm = 4$ (ver texto).

c) *A. cupreata* en Guerrero.

d) *A. potarorum* en Oaxaca.





Más recientemente, Domínguez *et al.*, (2005) analizaron la estructura espacial fina en una población de otro árbol tropical (*Erythroxylum havanense*) en la selva decidua de Chamela en la costa de Jalisco. Este estudio usó otro método de análisis de la auto-correlación entre las frecuencias alélicas (el de Smouse y Peakall (1999)) y encontraron una estructura fina significativa a distancias muy pequeñas: a distancias menores de 5 metros la correlación genética es positiva, lo cual indica endogamia y poca dispersión.

En otro estudio realizado con la cactácea endémica en peligro de extinción *Steneocereus eruca* de Baja California, Clark-Tapia, *et al.*, (2005) analizaron con marcadores moleculares los niveles de clonalidad, o sea que estudiaron cuántos genotipos se encuentra en una población y de qué tamaños son las clonas (cuántos individuos tienen el mismo genotipo y donde se encuentran espacialmente). Encontraron un cociente genotipos / total de individuos (G/N) = 0.83; en otras palabras, la planta, aunque con clonal, presenta una grandiversidad de genotipos. El estudio similar que realizaron Alfonso-Corrado *et al.*, (2004) en dos especies de encinos, *Quercus eduardii* y *Quercus potosina*, en el cual se detectó que estos encinos son clonales, se pueden propagar vegetativamente, aunque también hay bastante diversidad de genotipos (*Q. eduardii*: G/N=0.60; *Q. potosina*: G/N=0.65) y presentan bajos niveles de diferenciación genética (*Q. eduardii* F_{st} = 0.19, *Q. potosina* F_{st} = 0.13).

Paquetes y programas

El uso de diferentes métodos para analizar la estructura genética sigue ciclos que parecen seguir modas más que bases científicas razonadas. En muchos casos el uso de un método particular depende de que haya un algoritmo sencillo o un programa de cómputo accesible y disponible para su cálculo. Actualmente hay varios paquetes computacionales populares y de relativo

usofácil. En la tabla 4 hay una lista de algunos que han probado ser útiles, aunque de ninguna manera exhaustivos.

Patrones y perspectivas

En la tabla 1 se presentan algunos valores de variación genética (H) y de los estadísticos F para estudios de vegetales en México, tanto de angiospermas como de coníferas. En general, el rango de diferenciación, aún dentro de un grupo de historias de vida, formas de crecimiento o filogenético, es muy amplio. Algunos grupos presentan muy poca diferenciación genética, como es el caso de la biznaga *Echinocactus platyacanthus*, en Tehuacán; el de algunas cactáceas columnares del desierto de Sonora, o el de ciertos árboles tropicales, mientras que otras especies tienen niveles muy altos de diferenciación genética, destacando algunas especies en géneros como *Pinus* y *Abies* o algunos árboles tropicales (*Anthirrea aromatica*, *Rhizophora mangle*, *Bursera sp.*), que en otras partes del mundo generalmente tienen valores muy bajos. Estos estudios, acoplados con análisis detallado de flujo génico y marcadores uniparentales que nos hablen de los patrones diferenciales de flujo génico por semilla y por polen, junto con simulaciones de coalescencia, datos de alta resolución de genes particulares a nivel secuencia de DNA y análisis estadísticos robustos, ayudan a entender los tiempos de origen de las plantas mexicanas, sus patrones de especiación y sus causas, y a definir estrategias para su manejo y conservación genética (ver Eguiarte y Piñero, 1999 y Eguiarte *et al.*, 2007).

Agradecimientos

Este trabajo se escribió durante una estancia sabática de LEE y VSS en la Universidad de California en Irvine (UCI), bajo la dirección de Brandon Gaut, con apoyo de la fundación UC-Mexus, del Conacyt y de la Dirección General de Apoyo al Personal Académico (DGAPA) de la UNAM. Los estudios descritos se realizaron con diferentes apoyos de la DGAPA, UNAM (en particular Papiit IN224309-3 e IN202712), Conacyt (en particular SEP-2004-C01-46475-Q), SEMARNAT- CONACYT2002, C01- 0246, Investigación Científica Básica 2011.167826 y Conabio (CS016).

Tabla 1

Estimaciones de variación genética en especies mexicanas. H_e = Diversidad genética, definida como heterocigosis esperada en Hardy-Weinberg (rango 0, si no hay variación a 1, el máximo posible). F_{is} = Estadístico de Wright que indica endogamia, es 0 si la población esta en Hardy-Weinberg y si es negativo indica exceso de heterócigos, mientras que si es positivo indica exceso de homócigos (rango de -1 a 1). F_{st} = Estadístico de Wright que se refiere a la diferenciación

genética entre poblaciones debido a deriva génica (va de 0 si no hay diferenciación a 1 si son completamente distintas las poblaciones). F_{it} = Estadístico de Wright que señala el efecto conjunto de la endogamia y la deriva génica en la diferenciación total de las poblaciones (va de -1 a +1); si no se indica nada, los datos son de isoenzimas. Las otras opciones son MC= microsatélites de cloroplasto, MN= microsatélites nucleares, RAPDs. Polip. indica que la especie es poliploide y no se pudo calcular la F_{is} .

	H_e	F_{is}	F_{st}	F_{it}	Referencias
Frijol (<i>Phaseolus spp.</i>):					
<i>P. coccineus</i>	0.305	0.25	0.20	0.40	Escalante <i>et al.</i> , 1994
<i>P. coccineus</i>	0.24	-0.368	-----	-----	Souza <i>et al.</i> , 1997
<i>P. vulgaris</i> cultivado	0.04	0.60	-----	-----	Escalante <i>et al.</i> , 1994
<i>P. vulgaris</i> silvestre	0.025	-----	-----	-----	Souza <i>et al.</i> , 1997
<i>P. vulgaris</i> cultivado	0.016 a 0.023	-----	-----	-----	Souza <i>et al.</i> , 1997
Árboles y palmas tropicales					
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	0.15	-0.45	0.042	-0.39	Eguiarte <i>et al.</i> , 1992
<i>Psychotria faxlucens</i>	0.20	0.115	0.026	0.138	Pérez-N. <i>et al.</i> , 1993
<i>Cecropia obtusifolia</i>	0.05	0.034	0.029	0.061	Alvarez-Buylla y Garay, 1994
<i>Antirhea aromatica</i>	0.3081	0.2689	0.5105	0.6383	González-A. y Castillo, 2005
<i>Chamaedorea elatior</i>	0.316	0.422	0.065	0.479	Luna, 1999
<i>Ch. alternans</i> RAPDs	0.35	-----	0.018	-----	Otero, 1998
<i>Desmoncus orthacanthus</i>	0.36	-0.370	0.126	-0.197	Escalante <i>et al.</i> , ms.
<i>Erythroxylum havanense</i> RAPDS	0.36-0.48	-----	0.094	-----	Domínguez <i>et al.</i> , 2005
<i>Rhizophora mangle</i>					Núñez-F. <i>et al.</i> , 2002

Costa Caribe y Golfo	0.118	0.48	0.25	0.61	
Costa Pacífico	0.170	0.44	0.06	0.47	
Total	0.141	0.45	0.23	0.58	
<i>Bursera cuneata</i>	0.22	0.26	0.14	0.37	Del Valle, 1997
<i>Bursera microphylla</i>	0.183	0.387	0.179	0.497	Hernández, 1999
<i>Bursera hindsiana</i>	0.297	0.118	0.169	0.267	Vargas, 2000
<i>Brongniartia vazquezii</i>	0.201	0.533	0.101	0.583	González-A. y Núñez-F. 2001
<i>Leucaena esculenta</i>	0.147 a 0.411	0.304	0.142	0.402	Zárate, 1999
Coníferas:					
<i>P. rzedowskii</i>	0.22	0.27	0.17	0.40	Delgado <i>et al.</i> , 1999
<i>P. lagunae</i>	0.386	0.534	0.188	0.622	Molina <i>et al.</i> , 2001
<i>P. muricata</i>	0.346	0.307	0.161	0.418	Molina <i>et al.</i> , 2001
<i>P. maximartinezii</i>	0.122	0.081	-----	-----	Ledig <i>et al.</i> , 2001
<i>P. maximartinezii</i> MC	0.27	0.046	-----	-----	Moreno, 2002
<i>P. nelsonii</i> MC	0.73	-----	0.13	-----	Cuenca, 2001
<i>P. pinceana</i>	0.374	0.458	0.257	0.592	Molina <i>et al.</i> , 2001
<i>P. pinceana</i> MC	0.824	-----	0.78	-----	Escalante, 200
<i>P. cembroides</i> MC	0.59	-----	0.0425	-----	Cuenca, 2003
<i>P. discolor</i>					
<i>P. johannis</i> MC	0.77	-----	0.126	-----	Cuenca, 2003
<i>P. pseudostrobus</i> MN	0.203	0.038	0.022	-----	Delgado, 2002
<i>P. pseudostrobus</i> MC	0.316	-----	0.146	-----	Delgado, 2002

<i>P. montezumae</i> MN	0.228	0.138	0.122	-----	Delgado, 2002
<i>P. montezumae</i> MC	0.281	-----	0.27	-----	Delgado, 2002
Híbridos					
<i>P.s. x P.m.</i> MN	0.213	0.049	0.082	----	Delgado, 2002
Híbridos					
<i>P.s. x P.m</i> MC	0.393	-----	0.27	-----	Delgado, 2002
Cuatro <i>Abies</i> del norte de México*	0.099	0.36	0.21	0.49	Keiman, 1997, Furnier y Eguiarte, 1997
<i>A. guatemalensis</i>	0.077	0.19	0.21	0.36	Aguirre <i>et al.</i> , 2000
<i>A. hickelii</i>	0.088	0.44	0.02	0.46	Aguirre <i>et al.</i> , 2000
<i>A. religiosa</i>	0.108	0.22	0.24	0.41	Aguirre <i>et al.</i> , 2000
<i>A.flinckii</i>	0.110	0.07	0.28	0.33	Aguirre <i>et al.</i> , 2000
<i>A. guatemalensis</i> MC	0.866	-----	0.131	-----	Aguirre, 2005
<i>A. hickelii</i> MC	0.946	-----	0.065	-----	Aguirre, 2005
<i>A. religiosa</i> MC	0.888	-----	0.075	-----	Aguirre, 2005
<i>A.flinckii</i> MC	0.750	-----	0.029	-----	Aguirre, 2005
*(<i>A. concolor</i> , <i>A. durangensis</i> , <i>A. d</i> var. <i>coahuilensis</i> y <i>A. vejari</i>)					
Plantas de zonas áridas					
<i>A. victoriae-reginae</i>	0.335	0.055	0.236	0.281	Martínez-Palacios <i>et al.</i> , 1999
<i>A. lechugilla</i>	0.394	0.105	0.083	0.179	Silva y Eguiarte, 2003
<i>A.subsimplex</i>	0.28	0.18	0.31	-----	Eguiarte <i>et al.</i> , 2000
<i>A. subsimplex</i> rapds	0.144	-----	0.084	-----	Navarro <i>et al.</i> , 2003

<i>A. deserti rapds</i>	0.186	----	0.135	----	Navarro <i>et al.</i> , 2003
<i>A. cerulata rapds</i>	0.237	----	0.098	----	Navarro <i>et al.</i> , 2003
<i>Manfreda brachystachya</i>	0.48	-0.36	0.03	-0.31	Eguiarte <i>et al.</i> , 2000
<i>P. glandulosa</i>	0.45	-0.44	----	----	Golubov <i>et al.</i> , 1999a
<i>Flourensia cernua</i>	0.46	-0.146	0.08	-0.013	Ferrer <i>et al.</i> , 2004
<i>Lophocereus schotti</i>	0.126	-0.187	0.130	-0.031	Parker y Hamrick, 1992
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	0.026	0.406	0.0021	0.407	Jiménez, 2008
<i>Stenocereus eruca</i>	0.154	0.739	0.069	0.757	Clark, 2000
<i>Stenocereus gummosus</i>	0.261	0.608	0.102	0.648	Clark y Molina- Freaner, 2003
<i>Carnigea gigantea</i>	0.116	0.057	0.075	----	Hamrick <i>et al.</i> , 2002
<i>Pachycereus pringeli</i>		0.200	Polip	0.076	----
<i>Stenocrereus griseus</i>		0.167	0.202	0.096	----
<i>Stenocreus thurberi</i>	0.169	0.036	0.128	----	Hamrick <i>et al.</i> , 2002
Otras plantas					
<i>Cucurbita argyrosperma spp. sororia</i>	0.426	0.004	0.04	0.044	Montes y Eguiarte, 2002
<i>C. argyrosperma spp. argyrosperma</i>	0.391	-0.042	0.096	0.058	Montes y Eguiarte, 2002
<i>C. moscata</i>	0.416	-0.162	0.077	-0.073	Montes y Eguiarte, 2002
<i>Aechmea tuitensis</i>	0.155	0.63	----	----	Izquierdo y Piñero, 2000
<i>Aechmea macvaughii</i>	0.15	0.35	----	----	Izquierdo y Piñero, 1998
<i>A. lueddemanniana</i>	0.24	0.67	0.32	0.78	Izquierdo y Piñero, 1998
<i>A. mexicana</i>	0.16	0.64	0.62	0.86	Izquierdo y Piñero, 1998

<i>Bdallophytum bambusarum</i>	0.43	-0.05	0.10	0.05	García-Franco <i>et al.</i> , 1998
<i>Lacandonia schismatica</i>	0.0	-----	-----	-----	Coello <i>et al.</i> , 1993
<i>Datura stramonium</i>	0.0	-----	-----	-----	Núñez-Farfán, 1991
11 especies de <i>Tithonia</i>	0.092- 0.139	-0.15	0.52	0.44	Morales, 1996
<i>Senecio praecox</i>	0.117	0.561	0.065	0.561	Martínez del Río, 2003
<i>Verbescina virgata</i>	0.083	0.809	0.16	0.904	Martínez del Río, 2003
<i>Eupatorium petiolare</i>	0.101	0.895	0.192	0.928	Martínez del Río, 2003
<i>Dahlia coccinea</i>	0.249	0.586	0.081	0.623	Martínez del Río, 2003
<i>Tagetes lunulata</i>	0.022	0.754	0.061	0.769	Martínez del Río, 2003
<i>Dieffenbachia seguine</i>	0.3323	0.30	0.31	0.51	Cuartas, 2002
Plantas introducidas cultivadas en México:					
<i>Schinus molle</i>	0.093	0.076	0.115	0.183	Aguirre, 1994
<i>Reseda luteola</i>	0.374	0.361	0.024	0.376	Huerta, 1994
<i>Cocos nucifera</i>	0.087	0.399	0.364	0.618	Zizumbo y Piñero, 2002

Tabla 2

Diferentes medidas de diferenciación genética en 14 poblaciones de tres especies de *Agave* del desierto de Sonora, obtenidas con 41 loci con la técnica RAPDs. En primer lugar tenemos una comparación de las frecuencias alélicas con la prueba combinada de Fisher (P igual o menor a 0.001), theta de Weir y Cockerham (1984, equivalente a la F_{ST}), la G_{ST} (Nei, 1973), y estimaciones de Nm a partir de la theta y del modelo de los alelos privados de Slatkin (1981).

	Fisher's combined probability	F_{ST}	G_{ST}	Nm de F_{ST}	Nm alelos priv.
Todas las 14 pobl.	Todos los loci diferentes	0.137	0.113	2.91	3.51
<i>A. subsimplex</i>	11/41 loci diferentes	0.084	0.07	6.14	3.83
<i>A. deserti</i>	Todos los loci diferentes	0.135	0.149	2.99	no hay

<i>A. cerulata</i>	35/41 loci diferentes	0.098	0.095	4.38	3.36
--------------------	-----------------------	-------	-------	------	------

Tabla 3

Estimaciones de diferenciación genética y Nm en 4 especies de oyamel, *Abies*, en poblaciones del sur de México y de Guatemala, usando 16 loci isoenzimáticos y microsatélites de cloroplasto. Ver texto para detalles. Datos de Aguirre-Planter *et al.*, (2000) y Aguirre-Planter (2005).

Isozimas				Microsatélites cloroplasto			
	F_{st}	Alelos privados					
	F_{st}	Nm	Nm	F_{st}	Nm	R_{st}	Nm
<i>A. flinckii</i>	0.271	0.672	3.42	0.029	16.74	0.116	3.81
<i>A. guatemalensis</i>	0.122	1.8	2.88	0.131	3.32	0.104	4.32
<i>A. hickeli</i>	0.073	3.17	2.70	0.065	7.19	0.040	11.86
<i>A. religiosa</i>	0.250	0.75	1.67	0.075	6.09	0.136	0.136

Tabla 4

Algunos paquetes estadísticos útiles para análisis de estructura y genética de poblaciones.

Programa	Autores	Sitio Internet
TFPGA (Tools for Population Genetic Analysis)	Miller, Mark 1997	http://www.marksgeneticsoftware.net/
Arlequin: A Software for Population Genetics Data Analysis	S. Schneider, D. Roessli y L. Excoffier, 2000	http://lgb.unige.ch/arlequin/
Partition (Méts. Bayesianos)	Khalid Belkhir y Kevin J. Dawson	http://www.univ-montp2.fr/~genetix/partition/partition.htm
GDA (Genetic Data Analysis)	Paul O. Lewis y Dmitri Zaykin	http://hydrodictyon.eeb.uconn.edu/people/plewis/software.php
PHYLIP (Phylogeny Inference Package)	Felsenstein, Shurman J. y M. Moehring	http://evolution.genetics.washington.edu/phylip.html

Tabla 4

Algunos paquetes estadísticos útiles para análisis de estructura y genética de poblaciones.

Programa	Autores	Sitio Internet
Hickory: Software for Analysis of Geographic Structure in Genetic Data	Kent Holsinger y Paul Lewis	http://darwin.eeb.uconn.edu/hickory/hickory.html
GENEPOP	Michel Raymond y Francois Rousset	http://wbiomed.curtin.edu.au/genepop/
AMOVA-PREP	Mark P. Miller	http://www.marksgeneticsoftware.net/
http://evolution.genetics.washington.edu/phylip/software.html Página con ligas a varios programas. http://lgb.unige.ch/arlequin/		

17 Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Referencias citadas en el texto

- Aguirre Planter, E. 2005. Historia evolutiva de *Abies guatemalensis*, *A. religiosa* y *A. hickeli*, especies con distribuciones y tamaños poblaciones contrastantes: estructura genética, flujo génico y conservación. Tesis de doctorado. Instituto de Ecología, UNAM, D.F., México.
- Aguirre-Planter E., G. R. Furnier y L. E. Eguiarte. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany* 87: 362-371.
- Alfonso-Corrado C, R.Esteban-Jimenez, R.Clark-Tapia, D.Piñero, J.Campos, A. Mendoza. 2004. Clonal and genetic structure of two Mexican oaks: *Quercus eduardii* and *Quercus potosina* (Fagaceae). *Evolutionary Ecology* 18: 585-599.
- Clark-Tapia, R., C. Alfonso-Corrado, L.E. Eguiarte y F. Molina-Freaner. 2005. Clonal diversity and distribution in *Stenocactus eruca* (Cactaceae), a narrow endemic cactus of Sonora desert. *American Journal of Botany*. 92: 272-278.
- Crow J.F. y K. Aoki. 1984. Group selection for a polygenic behavioural trait: estimating the degree of population subdivision. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 81: 6073-6077.
- Devlin B. y N.C. Ellstrand. 1990. The development and application of a refined method for estimating gene flow from angiosperm paternity analysis. *Evolution* 44: 248-259.
- Domínguez C.A., C. Abarca, R. Cueva, F. Molina y L. E. Eguiarte. 2005. Local genetic differentiation among populations of the mass-flowering shrub *Erythroxylum havanense* (Erythroxylaceae). *New Phytologist* 166: 663-672.
- Eguiarte, L. E. 1990. Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de doctorado en Ecología. UACPyP-CCH-Centro de Ecología, UNAM, México, D.F. México.
- Eguiarte, L.E. 1999. Una guía para principiantes a la genética de poblaciones. En Nuñez-Farfán J. y L. E. Eguiarte (editores). *La Evolución Biológica*. Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología, UNAM, CONABIO, D.F., México, págs. 35-50.
- Eguiarte, L. E., N.Pérez Nasser y D.Piñero, 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): Implications for evolution and conservation. *Heredity* 69: 217-228.
- Eguiarte, L. E., A. Búrquez, J. Rodríguez, M. Martínez-Ramos, J. Sarukhán y D. Piñero.1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution* 47: 75-87.
- Eguiarte, L. E., J. Nuñez-Farfán, C. Domínguez y C. Cordero. 1999. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. En Nuñez-Farfán J. y L. E. Eguiarte (editores) *La Evolución Biológica*. Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología,

- UNAM, CONABIO, D.F., México, págs. 117-152.
- Eguiarte, L. E. y D. Piñero. 1999. Genética de la conservación: leones vemos, genes no sabemos. En Nuñez-Farfán J. y L. E. Eguiarte (editores) *La Evolución Biológica*. Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología, UNAM, CONABIO, D.F., México, págs. 371-398.
- Eguiarte Fruns, L. E., A. González González y E. Sheinvar Gottdiener. 2006. Genética de poblaciones en viveros de *A. cupreata* e impactos de los planes de manejo en la diversidad y estructuración de esta especie” Proyecto Conabio CS016, Abril 2006. D.F., México.
- Eguiarte, L. E., V. Souza y X. Aguirre (compiladores). 2007. *Ecología Molecular*. INE, SEMARNAT, CONABIO, UNAM. México, D.F., México.
- Epperson B. y E. Alvarez-Buylla. 1997. Limited seed dispersal and genetic structure in life stages of *Cecropia obtusifolia*. *Evolution* 51: 275-282.
- Excoffier, L. 2001. Analysis of population subdivision. En: Baldwin D.J., M. Bishop y L. Cannings (edits.) *Handbook of statistical genetics*. John Wiley & Sons. Chichester, U.K., págs. 271-307.
- Gentry, H.S. 1982. *Agaves of continental North America*. The University of Arizona press. Tucson, Arizona, USA. 670 págs.
- Good-Avila, S. V., V. Souza, B. S. Gaut y L. E. Eguiarte. 2006. Timing and rate of speciation in *Agave* (Agavaceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 9124-9129.
- Hedrick, P.W. 2005. *Genetics of populations*. Third edition. Jones and Bartlett publishers. Sudbury, Massachusetts. 737 págs.
- Jaramillo-Correa, J.P. , E. Aguirre-Planter, D. P. Khasa, L. E. Eguiarte, D. Piñero, G. R. Furnier, J. Bousquet. 2008. Ancestry and Holocene divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern México and Guatemala. *Molecular Ecology* 17: 2476–2490.
- Kimura, M. 1953. “Stepping-stone” model of population. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Japan* 3: 62-63.
- Levin, D.A. 1981. Dispersal versus gene flow in plants. *Ann Missouri Bot. Gard.*, 68: 233-253.
- Lewontin, R. 1972. The apportionment of human variation. *Evol. Biol.* 6: 381-398.
- Lynch, M, y B. Milligan. 1994. Analysis of population genetic-structure with rapid markers. *Molecular Ecology* 3 : 91-199.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, 209-220.
- Meagher, T.R. 1986. Analysis of paternity within a natural population of *Chamaelirium luteum*. 1. Identification of most-likely male parents. *The American Naturalist* 128: 199-215.
- Navarro-Quezada, A., R. González, F. Molina-Freaner y L. E. Eguiarte. 2003.

- Genetic differentiation in the *Agave deserti* (Agavaceae) complex in the Sonoran Desert. *Heredity* 90: 220-227.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106: 283-292.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 70: 3321-3323.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press. New York.
- Neigel, J.E. 2002. Is FST obsolete? *Conservation Genetics* 3: 167-173.
- Núñez-Farfán, J., C.A. Domínguez, L. E. Eguiarte, A. Cornejo, M. Quijano, J. Vargas y R. Dirzo. 2002. Genetic divergence among Mexican populations of red mangrove (*Rhizophora mangle*): geographic and historic effects. *Evolutionary Ecology Research* 4: 1049-1064.
- Peakall, R., S.E. Smouse y D.R. Huff. 1995. Evolutionary implication of allozyme and RAPD variation in diploid population of dioecious buffalograss *Buchloe dactyloides*. *Molecular Ecology* 4: 135-147.
- Raymond, M. y F. Rousset. 1995. GENEPOP Version 1.2: population genetics software for exact tests and ecumenism. *Journal of Heredity* 86: 248-249.
- Roeder K., B.Devlin y B.G. Lindsay. 1989. Application of maximum likelihood methods to population genetic data for the estimation of individual fertilities. *Biometrics* 45: 363-379.
- Rousset, F. 2001. Inferences from spatial population genetics. En: Baldwin D.J., M.Bishop y L.Cannings (edits.) *Handbook of statistical genetics*. John Wiley & Sons. Chichester, U.K. págs. 239-262.
- Scheinvar, E. 2008. Genética de poblaciones silvestres y cultivadas de dos especies mezcaleras: *Agave cupreata* y *Agave potatorum*. Maestría en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, UNAM, D.F., México.
- Slatkin, M. 1981. Estimating levels of gene flow in natural populations. *Genetics* 99: 323-335.
- Slatkin, M.1985a. Gene flow in natural populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 393-430.
- Slatkin, M. 1985b. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution* 39: 53-65.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47: 264-279.
- Slatkin, M. 1994. *Gene flow and population structure*. En: Real, L.A., ed. *Ecological Genetics*, Princeton University Press, Princeton N.J., USA. pp. 3-18.
- Slatkin, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139: 457-462.
- Slatkin, M., y N.H. Barton. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43: 1349-1368.

- Smouse, P.E. y T.R. Meagher. 1994. Genetic analysis of male reproductive contributions in *Chamaelirium luteum* (L.) Gray (Liliaceae). *Genetics* 136: 313-322.
- Smouse, P.E. y R. Peakall. 1999. Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure. *Heredity* 82: 561-573.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf .1995. Biometry. 3rd ed. W.H. Freeman, New York.
- Weir, B.S. y C.C. Cockerham. 1984. Estimating F –statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358-1370.
- Whitlock, M.C. y D.E. McCauley. 1999. Indirect measures of gene flow and migration: F_{ST} not equal to $1/(4Nm + 1)$. *Heredity* 82: 117-125.
- Workman, P.L. y J.D. Niswander. 1970. Population studies on southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. *Amer. J. Hum. Genet.* 22: 24-29.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15:323-354.
- Wright, S. 1969. *Evolution and Genetics of Populations*, Vol.2, The theory of gene frequencies. University of Chicago Press, Chicago, USA.

Referencias de la tabla no incluidas en las referencias generales

- Aguirre Planter, E. 1994. Análisis comparativo de la estructura genética de poblaciones nativas de Perú e introducidas a México y España de *Schinus molle* L. (Anacardiaceae). Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Álvarez-Buylla, E.R. y Garay,A. 1994. Population genetic structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer tree species. *Evolution* 48: 437-453.
- Álvarez-Buylla, E., Chaos, A., Piñero, D.y Garay,A. 1996. Demographic genetics of a pioneer tropical tree species: Patch dynamics, seed dispersal and seed banks. *Evolution* 50: 1155-1166.
- Clark-Tapia, R. 2000. Estructura genética de dos cactáceas columnares del desierto sonorense: *Stenocereus gummosus* y *S. eruca* (Cactaceae). Tesis de maestría, UACPyP del CCH, Instituto de Ecología, UNAM, D.F., México.
- Clark-Tapia, R. y Molina-Freaner,F. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran desert. *Heredity* 90: 443–450.
- Coello G,Escalante,A. y Soberón,J. 1993. Lack of genetic variation in *Lacandonia schismatica* (Lacandoniaceae: Triuridales) in its only known locality. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 898-901.
- Cuartas H.S. 2002. Efectos ecológicos y genéticos de la fragmentación en las poblaciones de *Dieffenbachia seguine* (Araceae) en Los Tuxtlas. Maestría en Ciencias Biológicas (Ambientales), Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, México, Distrito Federal.
- Cuenca Navarro, A. 2001. Variación y estructura genética de una especie de pino endémica de México (*Pinus nelsonii* SHAW). Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Cuenca Navarro, A. 2003. Evidencia de dos linajes genéticos en *Pinus cembroides* revelada por microsatélites de cloroplasto. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, México, D.F.
- Delgado Valerio, P. 2002. Introgresión e hibridización entre dos especies de pinos, *Pinus montezumae* y *P. pseudostrobus*. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, UNAM.
- Delgado, P., Piñero,D., Chaos, A.,Pérez-Nasser,N.y Álvarez-Buylla,E. 1999. High population differentiation and genetic variation in the endangered Mexican pine, *Pinus rzedowskii* (Pinaceae). *American Journal of Botany.* 86: 669-676.
- Delgado, P., Cuenca, A.,Escalante, A.E.,Molina-Freaner,F. y Piñero,D. 2002. Comparative genetic structure in pines: Evolutionary and conservation consequences. *Revista Chilena de Historia Natural.* 75: 27-37.
- Del Valle, M. 1997. Estructura genética de *Bursera cuneata* en el Centro de México. Tesis biología, Facultad de Ciencias, UNAM México, Distrito Federal.

- Eguiarte, L.E., Silva, A. y Souza, V. 2000. Biología evolutiva de la familia Agavaceae: biología reproductiva, genética de poblaciones y filogenia. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 166: 131-150.
- Escalante Hernández, A.E. 2001. Estructura genética de poblaciones de *Pinus pinceana* usando como marcadores moleculares microsatélites de cloroplasto cpSSR's. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Escalante, A.M., Coello, G., Eguiarte, L.E. y Piñero, D. 1994. Genetic structure and mating systems in wild and cultivated populations of *Phaseolus coccineus* and *P. vulgaris* (Fabaceae). *American Journal of Botany*. 81: 1096-1103.
- Escalante, S., Orellana, R. y Eguiarte, L.E. ms. Genetic structure of the tropical palm *Desmoncus orthacanthos*: implication for management and conservation. Manuscripto.
- Ferrer, M.M., Eguiarte, L.E. y Montaña, C. (2004) Genetic structure and outcrossing rates in *Flourensia cernua* (Asteraceae) growing at different densities in the South-western Chihuahuan Desert. *Annals of Botany* 94: 419-426.
- Furnier G.R. y Eguiarte, L.E. 1997. Niveles y patrones de variación genética en el género *Abies* en México. Informe final. CONABIO N. de referencia B138. México D.F., México.
- García Franco, J.G., Souza, V., Eguiarte, L.E. y Rico-Gray, V. 1998. Genetic variation, genetic structure and effective population size in the tropical holoparasitic endophyte *Bdallophytum bambusarum* (Rafflesiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 210: 271-288.
- Golubov J., Eguiarte, L.E., Mandujano, M.C., Lopez-Portillo, J. y Montaña, C. 1999. Why be a honeyless honey mesquite? Reproduction and mating system of nectarful and nectarless individuals. *American Journal of Botany* 86: 955-963.
- González-Astorga, J. y Núñez-Farfán, J. 2001. Effect of habitat fragmentation on the genetic structure of the narrow endemic *Brongniartia vazquezii*. *Evolutionary Ecology Research* 3: 1-12.
- Gonzalez-Astorga, J. y Castillo-Campos, G. 2005. Genetic variability of the narrow endemic tree *Antirhea aromatica* (Rubiaceae, Guettardeae) in a tropical forest of Mexico. *Annals of Botany*. 93: 521-528.
- Hamrick J.L., Nason, J.D., Fleming, T.H. 2002. Genetic diversity in columnar cacti. En Fleming T.H. y Valiente-Banuet, A. (eds). *Evolution, ecology and conservation of columnar cacti and their mutualists*. University of Arizona Press: Tucson, AZ. pp 122-133.
- Hernández, A. 1999. Diferenciación genética entre poblaciones de *Bursera microphylla* en Sonora Baja California e Islas del Mar de Cortés. Tesis Profesional, Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, México, Distrito Federal, México.
- Huerta Ocampo E. 1994. Análisis comparativo en la estructura genética y tasas

- de entrecruzamiento en poblaciones de *Roseda luteola* (Resedaceae) en México y España. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Izquierdo, L.Y. y D.Piñero.1998. Allozyme divergence among four species of *Podaechmea* sensu lato and the status of *Ursulaea* (Bromeliaceae, Bromelioideae), *Plant Systematics and Evolution*, 213: 207-215.
- Izquierdo, LY. y Piñero, D.2000. High genetic diversity in the only known population of *Aechmea tuitensis* (Bromeliaceae). *Australian Journal of Botany*. 48:645-650.
- Jiménez Sierra C.L. 2008. Demografía y biología de *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias.
- Keiman, A.F. 1997. Niveles y patrones de variación isoenzimática en el género *Abies* del Norte de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Ledig, F.T., Capo-Arteaga, M.A., Hodgskiss, P.D., Sbay, H., Flores-Lopez, C., Conkle, M.T., Bermejo-Velazquez, B.2001. Genetic diversity and the mating system of a rare Mexican pinon, *Pinus pinceana*, and a comparison with *Pinus maximartinezii* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 88: 1977-1987.
- Luna Reyes, R. 1999. Demografía y genética de poblaciones de *Chamaedorea elatio* en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Martínez del Río, A.E. 2003. Análisis de la variación genética de cinco especies (*Dahlia coccinea*, *Eupatorium petiolare*, *Senecio praecox*, *Tagetes lunulata* y *Verbesina virgata*) de compuesta del Pedregal de San Ángel, C.U., México, D.F. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, D.F., México.
- Martínez-Palacios, A., Eguiarte, L.E. y Furnier, G.R. 1999. Genetic diversity of the endangered endemic *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. *American Journal of Botany* 86: 1093-1097.
- Molina-Freaner, F., Delgado P., Pérez-Nasser, N., Piñero, D. y Alvarez-Buylla, E.2001. Do rare pines need different conservation strategies?: Evidence from three Mexican species. *Canadian Journal of Botany*. 79: 131-138.
- Montes-Hernández, S. y Eguiarte, L.E. 2002. Genetic structure and indirect estimates of gene flow in three taxa of *Cucurbita* in Western Mexico. *American Journal of Botany* 89: 1156-1163.
- Morales Guillaumin E. 1996. El método comparativo en los estudios de evolución de historias de vida: Un ejemplo con el género *Tithonia* (Asteraceae). Tesis de Doctorado en Ecología. UACPyP-CCH-Centro de Ecología, UNAM.
- Moreno Letelier A. 2002. Sistema de apareamiento y variación genética en *Pinus maximartinezii* Rzedowskii. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.

- Núñez-Farfán, J. 1991. Biología evolutiva de *Datura stramonium* L. en el Centro de México: Selección natural de la resistencia a los herbívoros, sistema de cruzamiento y variación genética intra e interpoblacional. Tesis de doctorado. UACPyP del CCH, Centro de Ecología. UNAM. D.F., México.
- Otero Arnaiz, M.A. 1998. Variación genética y biología reproductiva de *Chamaedora alternans* mediante el uso de los marcadores moleculares (RAPDs) en las selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. D.F., México.
- Parker, K.C., Hamrick, J.L. 1992. Genetic diversity and clonal structure in a column cactus, *Lophocereus schottii*. *American Journal of Botany* 79: 86-96.
- Pérez Nasser, N., Eguiarte, L. y Piñero, D. 1993. Mating system and genetic structure of the distylous tropical tree *Psychotria faxlucens* Lorence y Dwyer (Rubiaceae). *American Journal of Botany*. 80:45-56.
- Silva-Montellano, A. y Eguiarte, L.E. 2003. Geographical patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert: II. Genetic variation, differentiation and inbreeding estimates. *Am. Journal of Botany* 90: 700-707.
- Souza, V., Bain, J., Silva, C., Bouchet, V., Valera, A., Márquez, E. y Eguiarte, L. 1997. Ethnomicrobiology: Do Agricultural practices modify the population structure of the nitrogen fixing bacteria, *Rhizobium etli* biovar *phaseoli*? *Journal of Ethnobiology* 17(2): 249-266.
- Vargas García, J. 2000. Impacto de la formación de la península de Baja California sobre la estructura genética de *Bursera hindsiana*. Tesis de licenciatura, Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F., México.
- Silva-Montellano, A. y Eguiarte, L.E. 2003. Geographical patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert: II. Genetic variation, differentiation and inbreeding estimates. *Am. Journal of Botany* 90: 700-707.
- Zárate Pedroche, S. 1999. Estudios sistemáticos del proceso de domesticación del género *Leucaena* en México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Zizumbo-Villarreal, D. y Piñero, D. 2002. Diversity and phylogenetic analysis in *Cocos nucifera* L. in México. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 49: 237-245.

LA SELECCIÓN NATURAL, MOTOR DE LA EVOLUCIÓN

Paula Sosenski, Rubén Pérez-Ishiwara y César A. Domínguez¹⁸

La naturaleza está llena de historias fantásticas que sobrepasan la imaginación de cualquier escritor de ciencia ficción. Imaginemos, por ejemplo, la interacción que se desarrolla entre una avispa, *Hymenoepimecissp.*, y su presa, la araña *Plesiometa argyra* (Eberhard, 2000). Las hembras de esta avispa forrajean activamente en busca de arañas, a las cuales encuentran fácilmente porque ellas esperan a sus presas en el centro de una gran tela orbicular. Cuando las avispas descubren una araña, rápidamente le inyectan un veneno que las paraliza temporalmente y aprovechan para depositar un huevo sobre su abdomen. Después de un rato, la araña se recupera y regresa a su actividad normal tejiendo telas orbiculares para capturar las presas que le sirven de alimento. Esta normalidad es sólo aparente porque la araña ignora que le queda un corto periodo de vida, de entre siete y catorce días, tiempo en el cual el huevo de la avispa eclosiona y la larva se alimenta succionando la hemolinfa de la araña. La historia termina de manera inesperada, ya que antes de matar a su hospedero, la larva manipula su conducta para que en lugar de tejer su última tela orbicular construya lo que será el capullo de la avispa, sólo entonces la larva muda por última vez, mata y consume el resto de la araña, y ocupa el capullo pupal que construyó su hospedero (figura1).

Figura 1. Después de que la hembra de la avispa *Hymenoepimecis sp.* oviposita en el abdomen de la araña *Plesiometa argyra*, la larva en desarrollo succiona la hemolinfa de la araña y logra manipular su conducta para que en lugar de tejer una telaraña orbicular construya su capullo. (Fotografía: autoría y autorización de Marcelo Gonzaga y Eberhard).



Este ejemplo de parasitoidismo, en el que los individuos de una especie (la avispa) no sólo consumen a su presa, sino que además manipulan su conducta en su propio beneficio, ilustra la complejidad y precisión de los eventos involucrados en una de las muchísimas interacciones bióticas que ocurren día a día. Esta complejidad es común en todos los organismos y aspectos involucrados con la formidable tarea de vivir. La observación cuidadosa de la historia natural de los organismos que pueblan nuestro planeta permitiría comprobar la veracidad de esta aseveración. Organismos tan disímiles como las bacterias y las ballenas están equipados con una serie de atributos morfológicos, conductuales y fisiológicos que les permiten lidiar con los desafíos que cotidianamente les impone el ambiente físico y biótico en el que están inmersos. Por lo tanto, uno de los desafíos más importantes de la biología es entender cómo se genera la extraordinaria asociación entre la forma y la función que observamos en los seres vivos. En este capítulo se ofrece un panorama que sintetiza los aspectos más importantes del único mecanismo conocido capaz de generar estos patrones: la selección natural.

La teoría de la selección natural

El concepto de *selección natural* alcanzó una gran popularidad a raíz de la publicación del libro *On the origin of species by means of natural selection* de Charles Darwin (1859). La selección natural, concebida en un principio como la supervivencia de los más aptos, se convirtió desde entonces en una teoría revolucionaria e innovadora, con la que se logró una interpretación moderna de la evolución de los seres vivos. El planteamiento central propuesto por Darwin en esta teoría fue influido considerablemente por el escrito del economista inglés Thomas R. Malthus, *An essay on the principle of population*, que planteaba el problema del crecimiento de las poblaciones de los seres humanos.

Según Malthus, el crecimiento de la población humana ocurre a una escala geométrica y por lo tanto excede el de la producción de alimentos, que se incrementa en una escala aritmética; por esta razón, debería llegar un momento en el que los recursos limiten la expansión de la población y sólo algunos individuos sean capaces de sobrevivir (*i.e.*, la lucha por la supervivencia). Retomando esta idea Darwin pensó que, dado que sólo una fracción de todos los individuos sobrevive hasta la edad reproductiva, las diferencias individuales deberían jugar un papel fundamental para determinar quiénes son capaces de sobrevivir y reproducirse en un ambiente dado. Así, concibió a la selección natural como un proceso de eliminación de los individuos menos aptos. Aunque muchos atribuyen esta revolucionaria idea exclusivamente a Darwin, hay otro importante protagonista en esta historia. A finales de la primavera de 1858, el naturalista británico Alfred Russel Wallace envió una carta a Darwin en la que bosquejaba una teoría sorprendentemente similar a la que él había dedicado veinte años de trabajo y no se había decidido a publicar. Esta carta, además de producir un profundo malestar en Darwin, desató una serie de acontecimientos que culminaron en la publicación de dos ensayos en la prestigiosa revista de la *Linnean Society of London*. Estos artículos, *On the tendency of species to form varieties* y *On the perpetuation of varieties and species by natural means of selection*, escritos por Darwin y Wallace respectivamente, establecieron las bases de la teoría de la selección natural. El impacto inicial de la nueva teoría fue muy limitado y no fue sino hasta un año después, en 1859, cuando Darwin provocó un enorme debate a raíz de la publicación de *On the origin of species*. Wallace, en contraste, nunca logró el reconocimiento alcanzado por su contemporáneo, a pesar de haber sido uno de los autores de esta revolucionaria teoría.

En *On the origin of species* (1859), Darwin dedicó los dos primeros capítulos a discutir la importancia de la variación y de la herencia en condiciones naturales y en el proceso de domesticación. No es sino hasta el capítulo tres,

The struggle for existence (La lucha por la existencia), cuando ofrece una elegante definición del proceso de selección natural:

... any variation, however slight and from whatever cause proceeding, if it be in any degree profitable to an individual of any species, in its infinitely complex relations to other organic beings and to external nature, will tend to the preservation of that individual, and will generally be inherited by its offspring. The offspring, also, will thus have a better chance of surviving, for, of the many individuals of any species which are periodically born, but a small number can survive. I have called this principle, by which each slight variation, if useful, is preserved, by the term of Natural Selection, ...

El alcance de la teoría de la selección natural no se restringió a sus aspectos biológicos, ya que puso en tela de juicio algunos de los pilares sobre los que descansaba la sociedad victoriana de la época. Por ejemplo, el planteamiento de Darwin cuestionaba la naturaleza inmutable de las especies y por lo tanto el lugar preponderante que supuestamente ocupaba el hombre en la naturaleza; si la teoría era correcta y las especies tienen sólo dos alternativas, evolucionar o extinguirse, entonces el género humano no podía ser concebido como el pináculo de la creación. Esto ilustra que el aporte conceptual de la teoría fue tan importante que no sólo marcó el nacimiento de la biología evolutiva, sino que además transformó el pensamiento de las ciencias naturales, sociales y humanísticas de la época. Es por ello que hoy, a más de 150 años de su publicación, la teoría de la evolución por selección natural ha mantenido su vigencia y sigue siendo la mejor explicación para entender dos de los fenómenos más importantes de la biología: el origen y mantenimiento de la adaptación, y la génesis de la diversidad biológica.

¿Qué es una adaptación?

Como se mencionó anteriormente, los dos productos más importantes de la selección natural son la biodiversidad y la adaptación. La biodiversidad, definida de una manera simple, se refiere a la variedad de formas vivas que habitan o habitaron un ambiente particular (Wilson 1994). A pesar de que esta definición puede ser ampliada, el concepto es relativamente sencillo comparado con el de adaptación. Desde el punto de vista de la biología evolutiva el concepto de adaptación tiene dos significados: 1) la palabra adaptación se usa generalmente para referirse al proceso por el cual los organismos se adaptan a su ambiente; en este contexto, la adaptación es un proceso continuo en el que se produce un sesgo estadístico en las tasas relativas de sobrevivencia y reproducción de diferentes alternativas genéticas o fenotípicas (Williams, 1966); este proceso que opera a través de las

generaciones, produce la correspondencia entre la forma y la función, así como la que observamos entre los atributos de los organismos y su ambiente. 2) El término adaptación también se usa para hacer referencia a los atributos que permiten a los organismos realizar una función específica en un ambiente dado, es decir, una adaptación es una característica originada como resultado de la selección natural que contribuye a la supervivencia o al éxito reproductivo de un organismo (Mayr, 2001). Ésta es probablemente la interpretación más popular del significado de adaptación y es común encontrar ejemplos como el largo cuello de las jirafas que les permite alimentarse de las hojas de las copas de los árboles, los huesos livianos de las aves y los mamíferos voladores, o los caninos en forma de daga de los carnívoros.

A pesar de su aparente simplicidad, hay una fuerte polémica alrededor de lo que significa una adaptación y la manera de identificarla. Williams (1992) ofrece una estupenda discusión sobre este tema y propone que una aproximación consiste en evaluar si la adaptación putativa se ajusta a un diseño *a priori* para desarrollar una función específica. Plantea, por ejemplo, que la mano es una adaptación para la manipulación de objetos, ya que reúne muchos de los requisitos de diseño que una máquina que tuviera ese fin debería cumplir; otra forma de determinar si un carácter funciona como una adaptación es evaluando si contribuye a la adecuación de los individuos. Por ejemplo, algunos parásitos tienen ciclos de vida extremadamente complejos y requieren pasar por varios hospederos antes de llegar al organismo en el que finalmente podrán reproducirse, es decir, el éxito del parásito depende de una serie de eventos encadenados con muy baja probabilidad de ocurrencia. En esta situación sería muy ventajoso para un parásito incrementar la probabilidad de infección de cada uno de sus hospederos. Hay varios ejemplos sorprendentes de este fenómeno; aquí describiremos el caso de *Toxoplasma gondii*, un protozoario parásito que se reproduce en el intestino de los gatos y tiene como hospedero intermedio a las ratas y los ratones. Un gato infectado libera quistes (estadio infeccioso del parásito) en las heces que después son ingeridos por los roedores al consumir alimentos contaminados. Cuando un gato sano consume un ratón portador se infecta y el ciclo comienza de nuevo. Obviamente, el éxito reproductivo del parásito depende de la probabilidad de que un ratón consuma alimentos contaminados, multiplicada por la probabilidad de que un gato se alimente de un ratón infectado, eventos altamente improbables. No obstante, *T. gondii* tiene una adaptación que le permite manipular el comportamiento de los ratones infectados y así incrementar su eficiencia de transmisión. El protozoario invade el cerebro de las ratas o ratones, principalmente la amígdala, una estructura relacionada con

el miedo innato hacia los depredadores, con el temor condicionado o aprendido, y con la ansiedad (Vyas *et al.*, 2007). Una vez instalado ahí, el parásito suprime la conducta de aversión que tienen los roedores hacia la orina de los gatos y la transforma en una fuerte atracción por ese olor, e incrementa las horas de actividad de la presa potencial. Obviamente, estas modificaciones conductuales aumentan las probabilidades de ser atrapado por un gato y, por lo tanto, de que los parásitos alcancen su hospedero final. No hay duda de que éste constituye un sorprendente ejemplo de lo que Dawkins (1982) llamó el fenotipo extendido, una adaptación que se expresa más allá de los límites impuestos por el fenotipo de un organismo.

El concepto de selección natural

La formulación original de la teoría de la selección natural (Darwin, 1859) enfatizó la importancia de la variación fenotípica como la materia prima sobre la que opera la selección natural. Por esta razón, en las últimas décadas se ha manifestado un gran interés por cuantificar el grado de variación en las poblaciones naturales y por desarrollar métodos que permitan estimar la intensidad de la selección natural que opera en el campo (Conner, 2001). En la siguiente sección se describen los aspectos básicos sobre el concepto moderno de selección natural y cómo afecta diferentes parámetros de la distribución fenotípica de los caracteres de una población (la media, la varianza y la covarianza) y los métodos que nos permiten determinar la manera y la intensidad con la que actúa.

La evolución por selección natural puede definirse como un proceso que ocurre en presencia de tres condiciones (Endler, 1986):

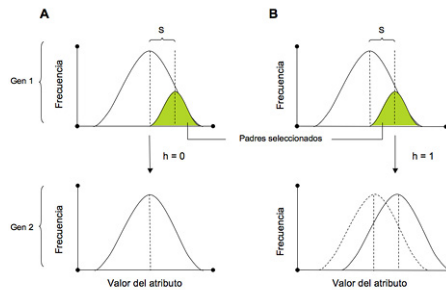
- Que haya variación fenotípica entre los individuos de una población.
- Que haya una relación entre la variación fenotípica y la adecuación.
- Que haya una correlación en el valor fenotípico de un carácter entre padres e hijos, es decir, que la variación sea heredable.

Si estas tres condiciones se cumplen, se esperaría que:

- Ocurra un cambio en uno o varios momentos de la distribución fenotípica del carácter (la media, la varianza o la covarianza).
- Si la población no está en equilibrio (considerando que una población en equilibrio no evoluciona), la distribución del carácter en los hijos diferirá de la de los padres.

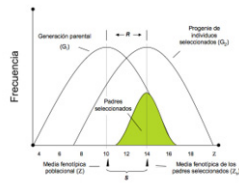
Si en una población bajo selección se cumplen las condiciones a y b , es decir, que exista variación en un carácter, y que esté correlacionada con la adecuación, entonces el efecto de la selección natural se manifestará como un cambio en la distribución fenotípica del carácter. Cabe destacar que esta situación no incluye a la condición c , lo cual significa que la selección natural puede ocurrir sin el requisito de la herencia, pero de hacerlo, sus efectos quedarán restringidos a una sola generación (figura 2). A esta situación se le conoce como *selección fenotípica* (Falconer y Mackay, 1981; Lande y Arnold, 1983; Arnold y Wade, 1984).

Figura 2. A) Cuando la variación de un atributo no es heredable ($h=0$), los efectos de la selección se restringen a una sola generación. B) En contraste, si la variación de un atributo es heredable ($h=1$), los cambios fenotípicos se manifiestan en las siguientes generaciones, por lo tanto, la distribución del atributo de los hijos se desplaza con respecto a la de los padres.



Si además de que se cumplan a y b también se cumple c , entonces se habla de la *respuesta evolutiva a la selección* (R). La presencia de un componente heredable significativo en el atributo de interés hace posible que la selección natural que ocurre en una generación tenga efectos que se manifiestan a través de las generaciones futuras. El cambio en la media poblacional de una generación a otra se define como la *respuesta evolutiva a la selección natural* (desviación promedio del carácter en la generación $t+1$ con respecto al promedio en la generación anterior (figura 3). En el mismo sentido, el cambio en la media poblacional dentro de una generación, conocido también como el *diferencial de selección* (S), se estima como el cambio que ocurre en la media del carácter antes y después de la acción de la selección natural dentro de una generación (figura 3).

Figura 3. El *diferencial de selección* (S) es la diferencia en el promedio del carácter antes y después de la selección, mientras que la *respuesta a la selección* (R) es la desviación promedio del carácter en los hijos de los progenitores seleccionados respecto a la media poblacional.



La heredabilidad (h^2) de un carácter en un sentido amplio se expresa como la proporción de la varianza fenotípica total (V_T) que se debe al componente genético de la variación (variación genética;) y determina la magnitud del cambio fenotípico que pasa a la siguiente generación (Falconer y Mackay 1981):

(1)

$$h^2 = \frac{V_G}{V_T}$$

h^2 y S forman parte de la *ecuación del criador* ($R=h^2S$), que predice la respuesta evolutiva a la selección (R). Es decir, el cambio en un atributo depende de la intensidad de la selección y de la magnitud del componente heredable; esta ecuación ha sido usada por los criadores de plantas y animales que se han dedicado a seleccionar de manera artificial las mejores características de los organismos, que pasarán a la siguiente generación. Para llevar a cabo este tipo de selección se mide el carácter fenotípico de interés y los individuos con los valores fenotípicos más extremos funcionan como progenitores (Conner, 2003). Es importante destacar que la manipulación exitosa de los caracteres de interés dependerá de que éstos presenten suficiente variación genética. Al proceso de selección intencional dirigido por el hombre se le ha denominado *selección artificial o domesticación*.

Hay una gran cantidad de ejemplos que permiten ilustrar el proceso de selección artificial. Uno de ellos es la domesticación y origen de las 337 razas de perros reconocidas por la *Fédération Cynologique Internationale*, más un número indeterminado de variantes mestizas. Estos animales, que provienen del lobo gris, fueron los primeros organismos domesticados por el hombre hace 14,000 años (Driscoll y Macdonald, 2010). La sorprendente diversidad de formas, tamaños y conductas que se presenta entre las razas de perros actuales llevó a Darwin a pensar que habían evolucionado a partir de varias especies de carnívoros, como los coyotes, los chacales y los lobos. En otras palabras, ha sido muy difícil explicar cómo fue posible que la variación genética de una sola especie fuera suficiente para generar la enorme variedad de razas

que existen en la actualidad. Basados en una comparación del DNA mitocondrial de los perros domésticos y de los lobos, Björnerfeldt *et al.*, (2006) propusieron que la asociación con humanos relajó la intensidad de la selección natural que operaba sobre los primeros lobos domesticados, permitiendo así la acumulación de mutaciones que de otra forma hubieran sido eliminadas del genoma. La acumulación de estas mutaciones, según los autores, incrementó el número de variantes genéticas presentes en los primeros perros y constituyó la materia prima sobre la que operó la selección artificial, permitiendo la evolución de las razas que hoy caracterizan a *Canis familiaris*. Esta interpretación, sin duda, ilustra el complejo proceso que involucra la domesticación.

Otro ejemplo notable de selección artificial está relacionado con la domesticación de prácticamente todas las especies de importancia agrícola de las que ahora depende la alimentación de gran parte de la humanidad. Tal es el caso del maíz (*Zea mays*), un cultivo que ha formado parte esencial de la dieta humana desde hace 8,000 años (Kato *et al.*, 2009). La gran variedad de este grano (palomero, dentero, dulce y cristalino, entre otras) es el resultado del esfuerzo de los agricultores por reunir características de importancia alimenticia y económica que se ajusten a la enorme variabilidad ambiental de Mesoamérica (Boege 2008; Figura 4).

Figura 4. La diversidad de variedades de maíz es el resultado del proceso de domesticación (fotografía: autoría y autorización de Karina Boege).



Tipos de selección

Como se mencionó anteriormente, la selección natural es un proceso estadístico que sólo se manifiesta cuando se presentan diferencias en la adecuación entre las variantes fenotípicas de una población, sean éstas discretas (polimorfismos) o continuas. En este sentido, cuanto mayor sea la variación en adecuación entre los individuos, mayor será la oportunidad para que opere la selección. Por lo tanto, para entender cabalmente el significado

de la selección natural es indispensable contar con una idea clara de lo que es la adecuación.

En términos generales, la *adecuación*, representada por ω , se refiere a la cantidad y/o la calidad de la progenie que un individuo deja a la siguiente generación (Walsh, 2007). Hay diversos estimadores de la adecuación de los individuos, como la supervivencia, la fecundidad y/o alguna medida de éxito en la reproducción o el apareamiento. Por ejemplo, si el sujeto de estudio es una planta, se puede contar el número de semillas o frutos que producen en una temporada, o mejor aún, a lo largo de su vida. En el caso de los animales es común evaluar el número de huevos o hijos que un pájaro deja por puesta, o el número de cópulas que logra un escarabajo durante su temporada reproductiva.

De manera general la selección natural puede ser clasificada en tres tipos: direccional, estabilizadora y disruptiva (Endler 1986). Esta clasificación se basa en el efecto que causa la selección en los diferentes momentos (media, varianza y covarianza) de la distribución fenotípica de un carácter.

Selección direccional

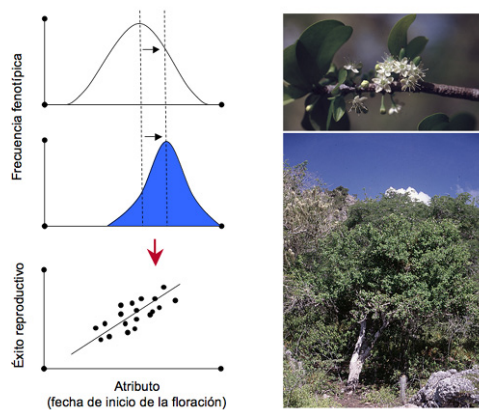
Cuando la selección favorece a los individuos que presentan valores extremos de un carácter fenotípico (*i.e.*, están en alguno de los extremos de la distribución fenotípica del carácter), ocurre una *selección direccional*. Este tipo de selección también se conoce como lineal, porque la relación entre la adecuación y el valor fenotípico del carácter está representada por una línea recta. La selección direccional se caracteriza porque su principal efecto se manifiesta como un cambio en la media del atributo (figura 5). En contraste, la selección estabilizadora y la disruptiva (así como la selección correlacional) generan cambios en la varianza (y la covarianza) de la distribución fenotípica, por lo que también se les conoce genéricamente como selección no-lineal (Brody III *et al.*, 1995).

La selección direccional es positiva si los individuos seleccionados son aquellos con un valor alto del atributo, y negativa si los individuos favorecidos presentan un valor fenotípico bajo. El amplio número de estudios que han reportado el efecto de este tipo de selección sugiere que su ocurrencia en la naturaleza es bastante común (Hereford *et al.*, 2004).

El siguiente ejemplo muestra el efecto de la selección direccional sobre el tiempo de floración de *Erythroxylum havanense*, una especie que presenta un patrón de floración sincrónico y masivo (Domínguez y Dirzo, 1995; figura 5). Esta planta habita en las selvas tropicales caducifolias del occidente de México, las cuales se caracterizan por una marcada estacionalidad de las lluvias (Bullock, 1986). La floración de *E. havanense* se inicia en respuesta a las

primeras lluvias de la estación húmeda y, dado que el umbral de respuesta a la humedad es muy similar entre las plantas, se produce un impresionante fenómeno en el que la mayoría de los individuos inician la floración el mismo día y sólo dura 24 horas. En teoría, el patrón sincrónico de floración produce un pulso de recursos muy abundante, pero efímero, para los polinizadores. Por esta razón, las plantas que florecen fuera de sincronía atraen menos polinizadores y tienen menos consortes potenciales. Esta hipótesis fue evaluada por medio de experimentos de riego artificial en los que se exageró la variación natural en los tiempos de floración de esta especie. Estas pruebas permitieron comprobar que las plantas que florecieron en sincronía con el resto de la población tuvieron más visitas, produjeron más frutos mejor dispersados, que las plantas asincrónicas. Es decir, se presenta una fuerte presión de selección direccional que favorece una alta sincronía de floración entre los individuos de una población.

Figura 5. La distribución fenotípica del carácter antes y después del evento de selección en que se favorece a los individuos que florecen al final de la temporada (*selección direccional positiva*). Este tipo de selección promueve una alta sincronía de floración entre los individuos de *Erythroxylum havanense*. Nótese que en este ejemplo la selección es positiva, pero podría ser negativa si las plantas favorecidas fueran aquellas que florecen al inicio de la temporada, lo cual depende del patrón de precipitación, que puede variar entre años (fotografía: *E. havanense*, autoría y autorización de John de Freitas).

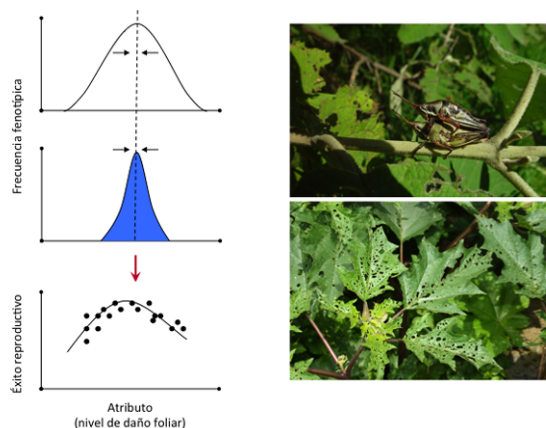


Selección estabilizadora

En el caso de la *selección estabilizadora* los individuos con valores fenotípicos intermedios del carácter sujeto a selección tienen una mayor adecuación que los que se encuentran en los extremos de la distribución. Este tipo de selección no-lineal genera una reducción de la varianza (figura 6). El siguiente ejemplo, que involucra la evolución de una interacción biótica, ilustra el efecto de la selección estabilizadora en una población de la especie *Datura stramonium*,

conocida comúnmente como toloache (Núñez-Farfán y Dirzo, 1994). La alta concentración de alcaloides en las hojas de esta planta ha sido considerada como una estrategia que evolucionó por selección natural para evitar el daño provocado por su herbívoro especialista, el chapulín *Sphenarium purpurascens*. Un estudio enfocado en analizar si el nivel de daño en las hojas tiene una relación con el número de frutos producidos (como estimador de la adecuación) reveló la presencia de selección estabilizadora sobre la resistencia a *S. purpurascens*. Es decir, las plantas con niveles de daño intermedio presentaron una mayor adecuación que aquellas con poco o mucho daño (figura 6). Este resultado se puede deber a que las plantas que invierten muchos recursos en la resistencia tienen pocos recursos disponibles para la reproducción, mientras que aquellas que están muy dañadas (porque invirtieron poco en la defensa) tienen una adecuación muy baja. Por lo tanto, de acuerdo con este estudio, la estrategia óptima es invertir en niveles intermedios de resistencia que permitan liberar suficientes recursos para la reproducción. En otras palabras, de nada sirve evitar el daño por herbívoros si se hace a costa de la reproducción.

Figura 6. La distribución fenotípica antes y después del evento de selección en que se favorece a los individuos con un valor del atributo cercano al promedio (*selección estabilizadora*). En el ejemplo, las plantas de *Datura stramonium* con un nivel intermedio de daño foliar provocado por el herbívoro *Sphenarium purpurascens* tuvieron un mayor éxito reproductivo (Fotografía de *S. purpurascens*, autor: Juan Núñez; hojas dañadas de *D. Stramonium* fotografía de: Juan Fornoni publicadas con su autorización).



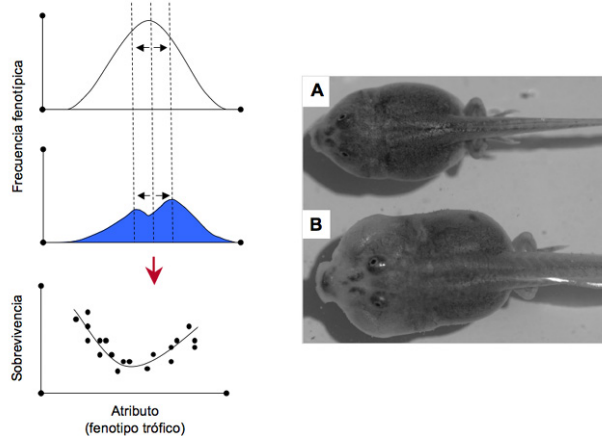
Selección disruptiva

Cuando la selección opera en contra de los individuos que se encuentran en la parte intermedia de la distribución del carácter, favoreciendo a los de los extremos, entonces hablamos de *selección disruptiva*. Este tipo de selección se

caracteriza porque tiende a producir distribuciones bimodales y, aunque no cambia la media de la población, generalmente incrementa la varianza (Figura 7). Se considera que esta forma de selección es muy importante en la aparición y mantenimiento de polimorfismos genéticos y fenotípicos (Rueffler *et al.*, 2006); además, si los dos extremos seleccionados quedaran aislados reproductivamente, podría ocurrir un evento de especiación, es decir, la formación de nuevas especies.

Un caso que ejemplifica este tipo de selección es el del renacuajo mexicano *Spea multiplicata*, cuyas poblaciones están compuestas por tres fenotipos que difieren en su morfología y alimentación (omnívoros, carnívoros y otros con características intermedias). Por medio de un experimento de marcaje-recaptura se intentó determinar si hay una relación entre el tipo de alimentación y la probabilidad de sobrevivir (Martin y Pfennig, 2009). Los resultados mostraron que la selección favorece a los fenotipos tróficos extremos; en otras palabras, que los individuos omnívoros y carnívoros sobreviven más que los intermedios (figura 7). Según los autores, los fenotipos extremos forrajean de manera más efectiva sobre su alimento porque no tienen que competir con otro fenotipo por el mismo recurso, como sucede en el caso del fenotipo intermedio.

Figura 7. La distribución fenotípica antes y después del evento de selección en que se favorece a los individuos que se encuentran en los dos extremos de la distribución del carácter (*selección disruptiva*). En el caso del renacuajo mexicano *Spea multiplicata*, los fenotipos tróficos extremos, omnívoros (A) y carnívoros (B) sobreviven más que aquellos con características intermedias (Fotografía de Martin y Hennig, 2009).



Selección correlativa

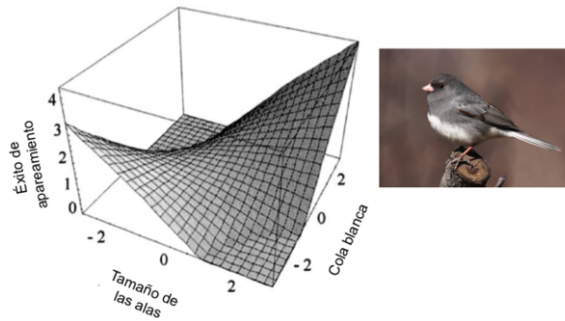
Hasta aquí se han descrito las tres formas básicas en las que la selección natural puede actuar de manera directa sobre un atributo, que se conoce como

blanco de la selección. Sin embargo, rara vez la selección actúa sobre un solo carácter y, en contraste, lo común es que ejerza su efecto sobre varios atributos de manera simultánea; cuando esto ocurre hay dos posibles escenarios, dependiendo de si hay o no una correlación entre los caracteres analizados: en el caso más sencillo, cuando la variación del primer atributo es independiente de la variación en el segundo, la selección actuará sobre cada uno de manera directa e independiente, favorecerá combinaciones particulares de ambos rasgos y, eventualmente, la evolución de asociaciones genéticas entre caracteres. Una situación más complicada emerge cuando los atributos no son independientes sino que están correlacionados entre sí por razones funcionales, filogenéticas o del desarrollo (Wyatt y Levin, 1988); cuando esto ocurre, la intensidad y la dirección de la selección que actúa sobre un carácter afecta de manera indirecta a otros caracteres con los que éste se correlaciona (Lande y Arnold, 1983). Esta situación se conoce como *selección correlativa*.

El gradiente de selección correlativa (γ_{ij}) expresa la intensidad de la selección natural que opera sobre combinaciones de atributos. Un valor positivo del gradiente indica que la selección favorece asociaciones positivas entre los caracteres Z_i y Z_j , mientras que un gradiente de signo negativo muestra que la selección favorece combinaciones opuestas de ambos caracteres.

Un ejemplo de selección correlativa positiva que opera a través de la selección sexual fue reportado en el pájaro *Junco hyemalis* (McGlothlin *et al.*, 2005). En el contexto de la selección sexual, si un carácter ornamental interactúa con uno que aporta información sobre la calidad del macho como pareja, la selección debería favorecer aquellas combinaciones de atributos que sean percibidas por las hembras como señales honestas. Al evaluar si hay un efecto de la selección sobre la correlación entre un ornamento (el nivel de blanco en la cola) y un atributo asociado con la competencia entre machos (el tamaño corporal), los investigadores encontraron que los machos más grandes y aquellos con colas más blancas tuvieron un mayor éxito en el apareamiento (figura 8). Este resultado indica que los machos que tienen la cola más blanca son más atractivos para las hembras. Sin embargo, los machos de cola blanca pueden variar en su tamaño corporal, y dado que los machos grandes son más exitosos en los combates, el tamaño corporal representa una ventaja adicional.

Figura 8. Selección correlativa positiva sobre el tamaño corporal y la coloración del plumaje en los machos de la especie *Junco hyemalis* (gráfica tomada de McGlothlin *et al.*, 2005; fotografía de Simon Pierre Barrette publicada con su autorización).



Finalmente, es importante mencionar que la representación gráfica de las selecciones direccional, estabilizadora o disruptiva se construyen sobre un plano bidimensional que muestra la relación entre el valor de un carácter (z_i) y la adecuación (ω_i). En contraste, las gráficas que ilustran la relación que existe entre pares de caracteres, z_i y z_j , y la adecuación, se conocen como *superficies adaptativas* (Phillips y Arnold 1989).

Selección dependiente del contexto: Denso dependencia y dependencia de las frecuencias.

Se presentan muchas situaciones en la naturaleza en las cuales el contexto biótico modula la intensidad y el efecto de la selección natural. Hay dos grandes tipos de selección dependiente del contexto, la que depende de la densidad y la que depende de la frecuencia. A continuación se explica en qué consisten estos dos interesantes tipos de selección, generalmente desapercibidos.

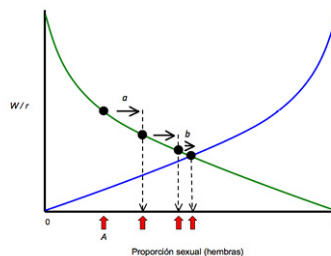
Selección dependiente de la densidad (SDD).

Este tipo de selección ocurre cuando la adecuación de un organismo depende del número de individuos que hay en una población (Roughgarden 1971). Si un incremento en la densidad aumenta el éxito reproductivo de los individuos, estamos ante un escenario de selección dependiente de la densidad positiva; en contraste, si el incremento en densidad reduce el éxito reproductivo, se habla de selección dependiente de la densidad negativa. Un ejemplo notorio de SDD positiva es la que opera sobre los cardúmenes de algunas especies de peces; el aumento en el tamaño del cardumen del pez marino *Hybognathus nuchalis* resulta una estrategia individual ventajosa ya que reduce la probabilidad de ser capturado por su principal depredador (*Micropterus salmoides*) (Landau y Terborgh, 1986). Lo cual ocurre porque la agrupación de varios peces confunde al depredador al momento de seleccionar a sus presas.

Selección dependiente de la frecuencia (SDF).

Esta forma de selección se presenta cuando la adecuación de un individuo depende de la frecuencia de individuos que presentan su mismo fenotipo (genotipo) y de la frecuencia de los fenotipos (genotipos) alternativos en la población (Parker 1984). El ejemplo clásico de SDF es el de la evolución de las proporciones sexuales. Ronald Fisher (1930) propuso que la SDF debería favorecer a los individuos que produzcan descendencia del sexo que sea más exitoso en una situación dada. En una población sesgada a los machos la mejor estrategia sería producir hembras, lo cual daría como resultado un aumento en la proporción de hembras; si este aumento es aún insuficiente para reducir el sesgo hacia los machos, entonces producir hembras seguirá siendo la mejor estrategia. Esta situación continuará así hasta que la población alcance una proporción de 1:1, en la cual ya no habrá ventajas por producir hijos de un sexo definido (figura 9). La ocurrencia de este fenómeno ha sido demostrada en especies tan diferentes como los insectos (Werren, 1980), plantas (Sinclair *et al.*, 2012) y vertebrados (Clutton-Brock y Iason, 1986; West y Sheldon, 2002). Usando datos demográficos de veintidós comunidades de la Finlandia preindustrial (1775-1850), Lummaa *et al.*, (1998) mostraron que las poblaciones humanas se comportan de acuerdo a las predicciones de la teoría de las proporciones sexuales. Los datos de este estudio indican que hubo una tendencia significativa a producir hijos del sexo menos frecuente en la población, lo que sugiere que los humanos ajustan la proporción sexual de su prole para maximizar el éxito reproductivo.

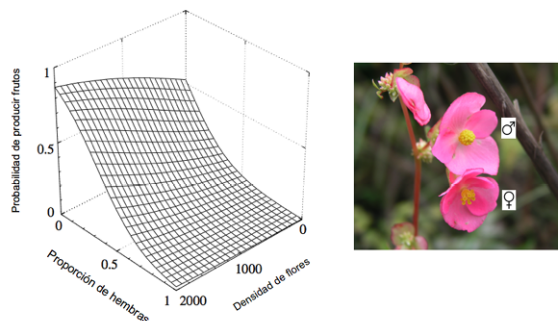
Figura 9. Modelo gráfico que representa la ganancia en adecuación por unidad de recursos invertida (W/r) para una hembra que produce hijas (línea verde) o hijos (línea azul) en diferentes condiciones de proporción sexual de la población (eje x). Cuando una población (A) presenta un sesgo hacia los machos, la mejor estrategia será producir hembras (a). Esta situación se mantendrá igual hasta alcanzar una proporción de 1:1 (b), en la cual ningún sexo tenga ventaja sobre el otro.



A pesar de que los ejemplos de selección dependiente del contexto podrían parecer raros, la mayoría de los organismos experimentan dinámicas selectivas complejas, en las que se combinan selección fenotípica (la que opera sobre el

valor de los atributos) y selección dependiente del contexto de manera simultánea. Un ejemplo muy claro del efecto conjunto de la SDF y la SDD ocurre en el caso de *Begonia gracilis*. Esta especie monoica presenta flores masculinas que producen recompensas para los polinizadores (polen) y flores femeninas que no las producen; por lo tanto, las flores femeninas dependen de su parecido con las flores masculinas para ser visitadas. Al evaluar el efecto de ambos tipos de selección sobre el éxito reproductivo de las plantas, los investigadores encontraron que el comportamiento de forrajeo de los polinizadores está relacionado con la frecuencia relativa de machos y hembras (SDF), y con la abundancia de las flores (SDD). Los polinizadores discriminaron a las flores femeninas cuando su frecuencia era alta, pero no cuando era baja (SDF negativa); además, los polinizadores visitaron más los lugares en los que la densidad de flores era alta (SDD positiva), es decir, donde la esperanza de encontrar recompensas era mayor. En consecuencia, las plantas que se encontraban en parches con alta densidad y con una frecuencia sesgada a las flores masculinas produjeron más frutos. Los resultados de este trabajo apoyan la idea de que tanto la SDF como la SDD son fenómenos comunes en la naturaleza, que actúan en conjunto con la optimización (Castillo *et al.*, 2002; figura 10).

Figura 10. La probabilidad de producir frutos en la especie monoica *Begonia gracilis* está relacionada con la proporción de hembras (*selección dependiente de la frecuencia*) y con la densidad de flores (*Selección dependiente de la densidad*) en la población (gráfica tomada de Castillo *et al.*, 2002; fotografía de *B. gracilis*: César A. Domínguez).



¿Cómo se estima la forma e intensidad de la selección?

Uno de los intereses fundamentales de los biólogos evolucionistas ha sido estimar la intensidad y el efecto de la selección natural en el campo. Lande y Arnold (1983) desarrollaron un modelo que a partir de la ecuación del criador ($R=h^2S$) describe el cambio, de una generación a otra, de un conjunto de n

caracteres ($z_{i,\dots,n}$) sujetos al efecto de la selección natural:

(2)

$$\Delta\bar{z} = GP^{-1}\bar{\beta}$$

G y P representan las matrices de varianza-covarianza genética y fenotípica de los $z_{i,\dots,n}$ caracteres, respectivamente, y $\bar{\beta}$ es un vector que contiene los gradientes de selección direccional (las pendientes parciales de la regresión entre la adecuación y cada uno de los atributos). Finalmente, $\Delta\bar{z}$ representa un vector que resume los cambios de los n atributos de una generación a otra. Dado que esta ecuación incluye las matrices de varianza-covarianza genética y fenotípica (G y P , respectivamente), considera explícitamente que el cambio en un atributo puede descomponerse en el efecto debido a la selección que actúa directamente sobre el atributo, así como a la selección que opera sobre otros caracteres correlacionados. Por ejemplo, si dos caracteres, z_i y z_j , están correlacionados, entonces la selección que actúa directamente sobre uno de ellos podría afectar también al otro; por lo tanto, la respuesta de z_j es el resultado de la intensidad del gradiente de selección direccional que opera sobre este atributo (β_j), multiplicada por la magnitud de su varianza genética (h^2), más el efecto producido por la selección direccional que opera sobre z_i , ponderado por la covarianza entre z_i y z_j .

El marco conceptual de la genética de poblaciones le permitió a Lande y Arnold (1983) proponer un método empírico para estimar el tipo, la dirección y la intensidad de la selección natural. Dado que la selección natural afecta distintos parámetros de la distribución fenotípica de una población (la media, la varianza y la covarianza), un modelo de regresión múltiple permitiría determinar qué parámetros fueron afectados, con qué consecuencias y la intensidad del efecto. Este método consiste en ajustar un modelo de regresión entre los z_n caracteres y la adecuación:

(3)

$$\omega = \beta_0 + \beta_1 z_1 + \beta_2 z_2 + \gamma_{11} z_1^2 + \gamma_{22} z_2^2 + \gamma_{12} z_1 z_2 + error$$

El análisis considera que la adecuación relativa (ω) de un individuo depende de los valores fenotípicos $z_{i,\dots,n}$ de los n caracteres considerados en el análisis. Según este modelo, la *selección lineal (direccional)* se mide utilizando gradientes de selección (β_i) que representan la magnitud de la pendiente obtenida de la regresión parcial entre el valor fenotípico de un carácter z_i y la adecuación ω_i (figura 5). El valor de β_i determina la intensidad de la selección direccional y su signo la dirección de la selección. Para estimar la selección no lineal se utiliza una regresión entre los valores de los atributos al cuadrado y la adecuación. Los gradientes cuadráticos (γ_{ii}) indican *selección estabilizadora* cuando su valor es negativo (la función es convexa y por lo tanto disminuye la varianza de la distribución; figura 6) o *selección disruptiva* cuando es positivo (la función es cóncava y aumenta la varianza; figura 7). Por último, para evaluar el efecto de la selección sobre las combinaciones entre atributos z_i y z_j , se utiliza el coeficiente de selección correlativa (γ_{ij}); El cual resulta de la regresión entre la adecuación y la covarianza entre el par de atributos considerados (figura 8). Este valor puede ser positivo o negativo dependiendo de si la selección favorece la combinación positiva o negativa de los caracteres.

¿A qué nivel opera la selección natural?

Una de las premisas fundamentales del Darwinismo es que la selección natural opera sobre los individuos o, mejor dicho, sobre las variantes fenotípicas entre los individuos de una población. Esta visión ha sido debatida intensamente durante años y muchos autores han propuesto que la selección podría actuar en diferentes niveles jerárquicos de organización biológica: genes, individuos, grupos y especies (Lewontin, 1970). En otras palabras, el debate se ha centrado en definir cuál o cuáles son las unidades de selección. A pesar de que una discusión adecuada de este complejo tema está más allá del objetivo de este capítulo, es necesario destinar una parte a ofrecer una visión general sobre uno de los aspectos más debatidos sobre la teoría de la selección natural.

Una unidad de selección puede definirse como una entidad dentro de la jerarquía de organización biológica que está sujeta al efecto de la selección natural. En 1970, Richard Lewontin escribió un importante artículo titulado *The units of selection*, en el que propuso que si otras entidades biológicas (además de los individuos) cumplen con los tres requisitos para que ocurra evolución por selección natural (variación entre las entidades, éxito diferencial y heredabilidad), éstas podrían considerarse como unidades de selección, las cuales, en principio, pueden ser desde moléculas prebióticas hasta los ecosistemas. Para explicar su argumentopropuso poblaciones en las que, por

ejemplo, se cumpla con las siguientes condiciones: variación entre poblaciones, crecimiento, reproducción diferencial de poblaciones de la misma especie y que las poblaciones “madre” se parezcan a las poblaciones “hijas” (si la distribución fenotípica de la población original se parece a la de la población derivada), y por lo tanto éstas deberían considerarse como una unidad de selección.

La propuesta Lewontiniana (1970), junto con las ideas pioneras de Hamilton (1964) y Williams (1966), despertaron un largo e intenso debate que incluyó tanto a biólogos evolucionistas como filósofos de la ciencia (Dawkins, 1976; Gould, 1984; Sober y Lewontin, 1982). Esta discusión se centró en determinar cuál es la “verdadera” unidad de selección e incluía tanto a posturas que apoyaban la visión Darwiniana centrada en los individuos, como a otras que defendían la propuesta Lewontiniana que invocaba una perspectiva jerarquizada. Uno de los argumentos más importantes fue determinar en qué medida las diferentes entidades biológicas cumplían con los tres requisitos para que ocurra la selección.

En 1966 George Williams había hecho una lúcida defensa del gen como la unidad de selección basándose en el hecho de que eran los genes los que mejor cumplían con el requisito de fidelidad transgeneracional. Para él, la tasa de cambio de los genes es suficientemente baja para que un gen pase de generación en generación prácticamente sin cambios. Ningún otro nivel en la jerarquía biológica alcanza este grado de fidelidad. Los individuos, por ejemplo, no pueden considerarse como un nivel de selección porque no cumplen con el requisito de fidelidad a largo plazo. Un organismo, o más correctamente un genotipo, no se replica en el momento de la reproducción; de hecho, al reproducirse, sólo sus genes pasan a la siguiente generación. Sober y Lewontin (1982) y Gould (1984) criticaron esta visión acusándola de reduccionista, y argumentaron que los genes no son directamente visibles a la selección. Es decir, en su concepción la selección es incapaz de seleccionar genes particulares y siempre opera sobre los paquetes (los organismos) creados por ellos mismos y que los contienen.

La aparición del libro *The selfish gene* (Dawkins, 1976) reforzó las ideas originales de Williams y Hamilton, y significó un gran avance en este debate. En ese libro Dawkins propuso que las unidades egoístas (los genes, o más correctamente la información contenida en ellos) son los verdaderos *replicadores* (el nivel al que opera la selección), mientras que las unidades que confrontan directamente a la selección natural (individuos y otras unidades mayores dentro de la jerarquía biológica, Dawkins 1982) serían mejor descritas como *interactores* o *vehículos*. La siguiente frase expresa de manera clara la

postura de Dawkins sobre los niveles de selección:

“They are in you and me; they created us, body and mind; and their preservation is the ultimate rationale for our existence. They have come a long way, those replicators. Now they go by the name of genes, and we are their survival machines.”

Los conceptos de *replicador* e *interactor* constituyeron un enorme avance conceptual y cambiaron la manera de pensar de muchos biólogos interesados en el problema de los niveles de selección. Estos conceptos fueron refinados posteriormente por Williams (1992) cuando propuso que la selección natural tiene dos dominios: uno que opera sobre las entidades materiales y otro que opera sobre la información. Esta distinción fue muy importante porque resalta la idea de que el gen no es una molécula de DNA, sino la información codificada en ella que puede transcribirse a cualquier medio material. En este sentido, el DNA cae dentro del dominio material de la selección, ya que tiene masa, carga y longitud, y en consecuencia forma parte del fenotipo tanto como las proteínas que codifica. Williams (1992) fue aún más allá y propuso que el gen (la unidad sobre la que opera la selección) debería definirse como la pieza de información que sobrevive a la recombinación. Esta definición permite una gran flexibilidad y es aplicable a muchos niveles de la jerarquía biológica.

De acuerdo con lo anterior, en la actualidad la postura, relativamente generalizada entre los biólogos que trabajan microevolución, es que la información contenida en los genes es la unidad de replicación y que los individuos y otras unidades de mayor jerarquía biológica son los vehículos sobre los que opera la selección. De hecho, esta visión llevó a Reeve y Keller (1999) a proponer que el debate sobre los niveles de selección es asunto concluido. No obstante, hay otra postura, mantenida por Williams (1992), Maynard Smith y Szathmary (1995), Frank (1999), Michod (1999), Sober y Wilson (1998), y Gould (2002) (algunos de los cuales habían sido acérrimos enemigos de la visión jerarquizada de la selección) en la que se propone que a pesar de que la selección que opera dentro de las poblaciones es el mecanismo más frecuente y poderoso para generar adaptación, también puede operar en otros niveles de la jerarquía biológica, a veces de manera simultánea, aunque con intensidades y frecuencias desconocidas.

La selección natural y los humanos en la actualidad

A lo largo del presente capítulo se explicó el papel fundamental que juega la selección natural en la evolución de los seres vivos. Para ello, las distintas secciones se ilustraron con ejemplos de cómo opera este mecanismo en plantas y animales, pero parecería que nos hemos olvidado de lo que ocurre

con los humanos, ¿seguimos bajo la influencia de la selección natural? De hecho muchas personas piensan que no, argumentando que la evolución del hombre es un proceso que concluyó hace miles de años porque nos hemos alejado de nuestro ambiente natural, el cual ha sido substituido por la cultura y la sociedad (Weiss y McMichael 2004). La evidencia empírica actual aportada por el análisis genómico de distintas poblaciones humanas demuestra que, en contraste con esas posturas, la selección natural sigue operando de manera intensa, de hecho muy intensa (Balter 2005; Hawkes *et al.*, 2007). El análisis de la secuencia completa del genoma humano ha permitido un avance importante en el estudio de la variación genética, así como en la identificación de algunos de los genes que están bajo selección en distintas poblaciones humanas (Nielsen *et al.*, 2007). Con base en esa información se cree que hay tres factores principales que han influido en la evolución del hombre: las modificaciones en la dieta, las enfermedades infecciosas y los cambios en el clima (Bamshad y Wooding, 2003).

Un estudio reciente realizado por un grupo de antropólogos reportó una aceleración importante en la tasa de evolución de los humanos en los últimos 40,000 años. Este fenómeno ha sido particularmente evidente durante los últimos 10,000 años, periodo en el que se han observado tasas de evolución hasta cien veces más altas que las estimadas para la prehistoria (Hawkes *et al.*, 2007). El surgimiento de la ganadería y la agricultura promovió cambios muy importantes en la dieta de los humanos, que modificó las presiones de selección sobre el sistema digestivo. El origen de la ganadería, por ejemplo, provocó un incremento en el consumo de leche que se extendió más allá de las etapas tempranas del desarrollo de los humanos. Esta situación generó un nuevo régimen de selección sobre el gen encargado de digerir la lactosa (*LCT*) que favoreció la capacidad para digerir este azúcar en la etapa adulta de los humanos (Bersaglieri *et al.*, 2004; Tishkoff *et al.*, 2007).

Por otra parte, el origen de la agricultura se asocia con un crecimiento considerable de la población humana que provocó epidemias de enfermedades como la malaria (Weiss y McMichael 2004). En consecuencia, esta situación favoreció la evolución de genes relacionados con la resistencia a ésta y otras enfermedades (Sabeti *et al.*, 2006). Otra evidencia inequívoca del efecto de la selección natural sobre el hombre tiene que ver con los cambios en la pigmentación de la piel. Cuando los primeros humanos se desplazaron desde África hacia otras latitudes experimentaron temperaturas más frías y una menor intensidad del sol. La piel con mucha pigmentación contiene tanta melanina, que como una forma de protección reduce la penetración de los rayos UV, especialmente los UVB, responsables de la formación de la vitamina

D, la cual es muy importante en el crecimiento, la absorción de calcio y el desarrollo de los huesos (Jablonski y Chaplin, 2000). Sin embargo, al recibir radiación solar durante todo el año, las personas de piel oscura que viven cerca del Ecuador logran sintetizar la vitamina D que necesitan. En contraste, las personas que viven lejos de los trópicos están poco expuestas a los rayos solares, por lo cual requieren una piel menos pigmentada que les permita captar suficiente energía UVB para producir la vitamina D (Jablonski y Chaplin, 2000). De esta manera, el clima se convirtió en la presión de selección que modificó la coloración de la piel propiciando la adaptación del hombre a diversas condiciones climáticas.

Uno de los ejemplos más recientes del efecto de la selección natural sobre las poblaciones humanas contemporáneas es el que muestra cómo los tibetanos han desarrollado adaptaciones que les permiten sobrevivir en altitudes extremadamente elevadas (4000 msnm) donde los niveles de oxígeno son muy bajos. Cuando una persona vive en un ambiente cercano al nivel del mar y se desplaza hacia las montañas, su sangre se hace más espesa porque el cuerpo contrarresta la falta de oxígeno produciendo más glóbulos rojos (policitemia), lo que facilita el transporte de oxígeno a los tejidos, pero provoca mareos, vómitos, dolor de cabeza y cansancio, a lo que comúnmente se le conoce como *mal de montaña*. Sin embargo, los tibetanos no padecen estos síntomas pues presentan una mutación en el gen *EPAS1* (encargado de la producción de glóbulos rojos) que les permite mantener una oxigenación suficiente sin necesidad de incrementar los niveles de hemoglobina (Yi *et al.*, 2010); asociado a esto, se sabe que los tibetanos tienen un nivel más alto de óxido nítrico en el organismo, un compuesto que incrementa el diámetro de los vasos sanguíneos y en consecuencia ayuda a transportar más oxígeno a los tejidos (Beall 2007). También se ha demostrado que los tibetanos presentan una tasa de crecimiento y de supervivencia fetal tres veces mayor que la de otros grupos étnicos que viven en regiones altas donde la sangre muy viscosa impide un flujo sanguíneo eficiente de la madre al feto (Beall *et al.*, 2010). Se calcula que dichas adaptaciones se originaron en los últimos 3,000 años, periodo que coincide con la migración de los tibetanos hacia sitios de mayor altura.

Referencias

- Arnold, S.J. y Wade, M.J. 1984. On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution* 38: 709-719.
- Balter, M. 2005. Are humans still evolving? *Science* 309: 234-237.
- Bamshad, M. y Wooding, S.P. 2003. Signature of natural selection in the human genome. *Nature Reviews Genetics* 4: 99-111.
- Beall, C.M. 2007. Two routes to functional adaptation: Tibetan and Andean high-altitude natives. *Proceedings of the National Academic of Sciences* 104: 8655-8660.
- Beall, C.M., Cavaillerib, G.L., Dengc, L., Elstond, R.C., Gaoc, Y., Knighte, J., Lic, C., Lig, J.C., Liangh, Y., McCormackb, M., Montgomery, H.E., Panc, H., Robbinsj, P.A., Shiannak, K.V., Siu Cheung Taml, S.C., Tseringm, N., Veeramahn, K.R. Wangh, W., Wangduim, P., Wealee M.E., Xuo, Y., Xuc, Z., Yangh, L., Zamanp, M.J., Zengc, C., Zhango, L., Zhangc, X., Zhaxih, P. y Zhengq, Y.T. 2010. Natural selection in *EPAS1* (*HIF2 α*) associated with low hemoglobin concentration in Tibetan highlanders. *Proceedings of the National Academic of Sciences* 107: 11459-11464.
- Bersaglieri, T., Sabeti, P.C., Patterson, N., Vanderploeg, T., Schaffner, S.F., Drake, J.A., Rhodes, M., Reich, D.E. y Hirschhorn, J.N. 2004. Genetic signatures of strong recent positive selection at the lactase gene. *The American Journal of Human Genetics* 74: 1111-1120.
- Björnerfeldt, S., Webster, M.T. y Vilà, C. 2006. Relaxation of selective constraint on dog mitochondrial DNA following domestication. *Genome Research* 16: 990-994.
- Boege, E. 2008. *El patrimonio bicultural de los pueblos indígenas de México*. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, México.
- Brody III, E.D., Moore, A.J., Janzen, F.J. 1995. Visualizing and quantifying natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 313-318.
- Bullock, S.H. 1986. Observations and an experiment of synchronous flowering. *Madroño* 33: 223-224.
- Castillo, R.A., Cordero, C. y Domínguez, C.A. 2002. Are reward polymorphisms subject to frequency- and density-dependent selection? Evidence from a monoecious species pollinated by deceit. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 544-552.
- Clutton-Brock, T.H. y Iason, G.R. 1986. Sex ratio variation in mammals. *The Quarterly Review of Biology* 61: 339-374.
- Conner, J. K. 2001. How strong is natural selection? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 215-217.
- Conner, J.K. 2003. Artificial selection: A powerful tool for ecologists. *Ecology*

- 84: 1650-1660.
- Darwin, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection*. Modern Library, New York.
- Dawkins, R. 1976. *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford.
- Dawkins, R. 1982. *The extended phenotype*. Oxford University Press, Oxford.
- Domínguez, C.A. y Dirzo, R. 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology* 9: 204-216.
- Driscoll, C.A. y Macdonald, D.W. 2010. Top dogs: wolf domestication and wealth. *Journal of Biology* 9: 1-10.
- Eberhard, W. 2000. Spider manipulation by a wasp larva. *Nature* 406: 255-256.
- Endler, J.A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton.
- Falconer, D.S. y Mackay, T.F.C. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. Longman, London.
- Fisher, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Frank, S. 1999. *Foundations of Social Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Gould, S.J. 1984. Caring groups and selfish gene. En *Conceptual issues in evolutionary biology: An anthology*, ed. E. Sober. MIT Press, Cambridge.
- Gould, S.J. 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52.
- Hawkes, J., Wang, E.T., Cochran, G.M., Harpending, H.C. y Moyzis, R.K. 2007. Recent acceleration of human adaptive evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 20753-20758.
- Hereford, J., Hansen, T.F. y Houle, D. 2004. Comparing strengths of directional selection: how strong is strong? *Evolution* 58: 2133-2143.
- Jablonski N.G. y Chaplin, G. 2000. The evolution of human skin coloration. *Journal of Human Evolution* 39: 57-106.
- Kato, T.A., Mapes, C., Mera, L.M., Serratos, J.A. y Bye, R.A. 2009. Origen y diversificación del maíz. Una revisión analítica. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Lande, R. y Arnold, S.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- Landau, L. y Terborgh, J. 1986. Oddity and the "confusion effect" in predation. *Animal Behavior* 34: 1372-1380.

- Lewontin, R.C. 1970. The units of selection. *Annual Review of Ecology y Systematics* 1: 1-18.
- Lummaa, V., Merila, J. y Kause, A. 1998. Adaptive sex ratio variation in pre-industrial human (*Homo sapiens*) populations? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 265: 563-568.
- Martin, R.A. y Pfennig, D.W. 2009. Disruptive selection in natural populations: The roles of ecological specialization and resource competition. *The American Naturalist* 174: 268-281.
- Maynard Smith, J.R. y Szathmary, E. 1995. *The major transitions in evolution*. W.H. Freeman, New York.
- Mayr, E. 2001. *What evolution is?* Basic Books, Nueva York.
- McGlothlin, J.W., Parker, P.G., Nolan, V., y Ketterson, E.D. 2005. Correlational selection leads to genetic integration of body size and an attractive plumage trait in dark-eyed juncos. *Evolution* 59: 658-671.
- Michod, R. 1999. *Darwinian dynamics: Evolutionary transitions in fitness and individuality*. Princeton University Press, Princeton.
- Nielsen, R., Hellmann, I., Hubisz, M., Bustamante, C. y Clark, A.G. 2007. Recent and ongoing selection in the human genome. *Nature Reviews Genetics* 8: 857-868.
- Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in Central Mexico: Natural selection for resistance to herbivorous insects. *Evolution* 48: 423-436.
- Parker, G.A. 1984. Evolutionarily stable strategies. En: Krebs, J.R. y Davies, N.B. eds. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Phillips, P.C. y Arnold, S.J. 1989. Visualizing multivariate selection. *Evolution* 43: 1209-1222.
- Reeve, H.K. y Keller, L. 1999. Levels of selection: Burying the units-of-selection debate and unearthing the crucial new issues. En: Keller, L. ed. *Levels of selection in evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Roughgarden, J. 1971. Density-dependent natural selection. *Ecology* 52: 453-468.
- Rueffler, C., Van Dooren, T.J.M., Leimar, O. y Abrams, P.A. 2006. Disruptive selection and then what? *Trends in Ecology and Evolution* 21: 238-245.
- Sinclair, J.P., Emlen, J. y Freemna, D.C. 2012. Biased sex ratios in plants: theory and trends. *The Botanical Review* 78: 63-86.
- Sober, E. y Lewontin, R.C. 1982. Artifact, cause and genic selection. *Philosophy of Science* 49:157-180.
- Sober, E. y Wilson, D.S. 1998. *Unto Others: The Evolution and psychology of unselfish behavior*. Harvard University Press, Cambridge.

- Tishkoff, S.A., Reed, F.A., Ranciaro, A., Voight, B.F., Babbitt, C.C., Silverman, J.S., Powell, K., Mortensen, H.M., Hirbo, J.B., Osman, M., Ibrahim, M., Omar, S.A., Lema, G., Nyambo, T.B., Ghoris, J., Bumpstead, S., Pritchard, J.K., Wray, G.A. y Deloukas, P. 2007. Convergent adaptation of human lactase persistence in Africa and Europe. *Nature Genetics* 39: 31-40.
- Vyas, A., Kim, S.K., Giacomini, N., Boothroyd, J. C. y Sapolsky, R. M. 2007. Behavioral changes induced by *Toxoplasma* infection of rodents are highly specific to aversion of cat odors. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 6442-6447.
- Waitt, D.E. y Levin, D.A. 1988. Genetic and phenotypic correlations in plants: a botanical test of Cheverud's conjecture. *Heredity* 80: 310-319.
- Walsh, B. 2007. Evolutionary quantitative genetics. En: Balding, D.J., Bishop, M. y Cannings, C. *Handbook of Statistical Genetics*. John Wiley y Sons, UK.
- Weiss, R.A. y McMichael, A.J. 2004. Social and environmental risk factors in the emergence of infectious diseases. *Nature Medicine Supplement* 10: S70-S76.
- Werren, J.H. 1980. Sex ratio adaptations to mate competition in a parasitic wasp. *Science* 208: 1157-1159.
- West, S.A. y Sheldon, B.C. 2002. Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. *Science* 295: 1685-1688.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Williams, G.C. 1992. *Natural selection: Domains, levels, and challenges*. Oxford University Press, Oxford.
- Wilson, E. O. 1994. *La diversidad de la vida*. Crítica, Barcelona.
- Yi, X., Liang, Y., Huerta-Sanchez, E., Jin, X., Cuo, Z.X., Pool, J.E., Xu, X., Jiang, H., Vinckenbosch, N., Korneliussen, T.S., Zheng, H., Liu, T., He, W., Li, K., Luo, R., Nie, X., Wu, H., Zhao, M., Cao, H., Zou, J., Shan, Y., Li, S., Yang, Q., Asan Ni, P., Tian, G., Xu, J., Liu, X., Jiang, T., Wu, R., Zhou, G., Tang, M., Qin, J., Wang, T., Feng, S., Li, G., Huasang Luosang, J., Wang, W., Chen, F., Wang, Y., Zheng, X., Li, Z., Bianba, Z., Yang, G., Wang, X., Tang, S., Gao, G., Chen, Y., Luo, Z., Gusang, L., Cao, Z., Zhang, Q., Ouyang, W., Ren, X., Liang, H., Zheng, H., Huang, Y., Li, J., Bolund, L., Kristiansen, K., Li, Y., Zhang, Y., Zhang, X., Li, R., Li, S., Yang, H., Nielsen, R., Wang, J., y Wang, J. 2010. Sequencing of 50 human exomes reveals adaptation to high altitude. *Science* 329: 75-78.

CONCEPTOS DE ESPECIE

Susana Valencia Ávalos¹⁹ y Octavio R. Rojas-Soto²⁰

La especiación forma parte de la evolución biológica y es la causa de la gran diversidad específica. Sin embargo, en estos procesos están involucrados muchos aspectos que es necesario conocer para entender mejor la naturaleza de la diversidad biológica. La búsqueda de respuestas a preguntas tales como ¿qué es una especie? y ¿cuáles son los procesos de especiación que han llevado a la formación de las especies?, si bien no tienen una única respuesta absoluta, la búsqueda de sus respuestas permitirá entender mejor la naturaleza de la diversidad biológica.

La palabra especie es muy antigua, precede incluso a toda idea de evolución, con una historia en la que los desacuerdos acerca de su significado e importancia son sorprendentes. Sin embargo, la intención de este capítulo no es dar la solución al concepto de “especie”, por el contrario, la idea es brindar un panorama acerca de los principales significados y estimular la discusión sobre ellos.

La especie

La especie es la unidad fundamental en la diversidad, la evolución, la taxonomía e incluso en la conservación de la biodiversidad; por lo tanto, es un concepto básico y clave dentro de la biología, y necesario para referirse a la especiación. Analizar lo que es una especie, cómo surgen, cómo se reconocen y cómo se descubren en la naturaleza son aspectos fundamentales para un biólogo. Sin embargo, aún no hay consenso de lo que es una “especie”, ya que hasta ahora ningún concepto ha sido capaz de explicar exitosamente la diversidad biológica en todos los grupos de organismos. En la mayoría de los casos la parte práctica implica la necesidad de usar criterios morfológicos para reconocer a las especies, no obstante que esto no siempre es suficiente para explicar y entender lo que los taxónomos delimitan como especie.

El uso de un determinado concepto de especie difiere y adquiere sentido según el contexto, los propósitos y el grupo de organismos de que se trate,

hasta ahora resulta difícil el aplicar un solo concepto para todos los casos, aunque ciertamente hay conceptos que son más inclusivos que otros. Esto ha conducido a una abundante generación de literatura al respecto, que trasciende incluso al plano filosófico y ha generado un gran problema en torno al *concepto de especie*.

La escasez y ausencia de estudios o análisis (como los genéticos, filogenéticos, metabólicos, citológicos, de desarrollo y sistemas de cruce, entre otros) en muchos grupos de organismos, ha obligado a los taxónomos a utilizar principalmente características morfológicas para lograr un entendimiento, en ocasiones deficiente, de dichos organismos, obscureciendo algunos factores involucrados en la evolución de las especies, como los procesos de aloploidia, asexualidad, aislamiento geográfico y ecológico, hibridación, diferenciación genética y no morfológica y viceversa, entre otros, que son fenómenos muy frecuentes dentro de la diversidad de la vida.

A continuación se describen algunos de los principales conceptos de especie, los cuales se analizan ampliamente en diversa literatura (e.g. Valencia, 1991; 2009; Howard y Berlocher, 1998; Wilson, 1999; Wheeler y Meier, 2000) e invitamos al lector a revisar los detalles y debates de los diversos conceptos de especie.

Los principales conceptos de especie

1) Concepto esencialista o tipológico. Es considerado el concepto más antiguo y simple. Nació con las ideas de Platón y Aristóteles, fue utilizado originalmente para referirse a objetos. Según este concepto, para saber lo que es una especie se debe buscar la verdadera esencia de las cosas y los seres vivos, por lo que también se le conoce como concepto esencialista. De acuerdo con Mayr (1963) este concepto establece que los individuos no presentan ninguna relación especial, no reconoce variación; se basa en rasgos fijos de los organismos, a cuyo conjunto llama esencia o tipo; por ello algunos han sugerido que este primer acercamiento para definir una especie podría ser también un concepto de especie morfológica, ya que la presencia de la misma esencia o tipo se infiere de la similitud morfológica. Según Eldredge y Cracraft (1980) este concepto fue el utilizado por Linneo para delimitar las especies y por lo tanto fue aplicado para reconocer especies de plantas y clasificarlas.

2) Concepto taxonómico o morfológico. Este concepto define a la especie como una unidad fenética discreta, separada de otras por su discontinuidad en variación y distingue a las especies bajo el criterio morfológico. Es quizá, en la práctica, el más utilizado en la actualidad; su ventaja es que se basa en

observaciones empíricas, pero en muchos casos los grupos que se limitan bajo este criterio no coinciden con las especies propuestas por otros criterios, como el de aislamiento reproductivo e intercambio genético. Grant (1989) lo considera como la unidad básica de la clasificación taxonómica sobre la que descansa la clasificación biológica. El grado de diferencias entre lo que se consideran especies se determina de manera subjetiva. Stace (1978) considera que el concepto taxonómico adopta una posición cínica frente al problema de la especie al definirse como “un grupo de individuos lo suficientemente distintos de otros grupos para ser considerado por los taxónomos merecedor de la categoría de especie”.

Una variante del Concepto Taxonómico es el Concepto Fenético de Especiepropuesto por Sokal y Crovello (1970), que difiere del anterior en que utiliza la similitud total de los miembros de una especie a través de análisis numéricos como criterio para delimitarla y separarla de los miembros de otras especies por claros o discontinuidades morfológicas en la variación total.

3) Concepto biológico. Este concepto define a la especie como “los grupos de poblaciones naturales de entrecruza que se reproducen aisladamente de otros grupos” (Mayr, 1942, 1963). El concepto de especie biológica reúne los dos conceptos previamente propuestos por Mayr (1957): el de especie adimensional, en el que queda de manifiesto el aislamiento reproductivo de las especies, y el multidimensional, que establece que las poblaciones mantienen su identidad como especie debido al intercambio genético.

De acuerdo con Cracraft (1989) uno de los mayores problemas del concepto biológico es la imposibilidad práctica de comprobar el aislamiento reproductivo entre todas las poblaciones. Por otro lado, el hecho de basarse en la capacidad reproductiva para delimitar a las especies genera diversos inconvenientes, tales como que sólo es aplicable a organismos que presentan reproducción sexual, a organismos que son sincrónicos (que son contemporáneos) y simpátricos (que viven en el mismo lugar). Lo anterior hace de este concepto no aplicable a organismos con reproducción asexual que se encuentran aislados geográficamente o a organismos fósiles. Otro grave problema, producto también del aislamiento reproductivo como base del concepto, es su aplicación ante la hibridación (la capacidad de entrecruzamiento de dos especies), ya que, por definición, las formas que hibridizan pertenecerían a la misma especie (Arnold, 1997).

Algunos autores (e.g. Paterson, 1985, Lambert y Spencer, 1995) hacen referencia a una subdivisión de este concepto, separando el concepto de aislamiento del concepto de reconocimiento, cuyas diferencias radican en el énfasis sobre la unificación o cohesión de los individuos respecto a otros de la

misma especie o a otros de diferentes especies.

4) Concepto evolutivo. Este concepto ha sido usado para enfatizar la extensión de las especies a través del tiempo, y con la idea de aceptar las observaciones de que las poblaciones se mantienen distintas a pesar de su capacidad reproductiva con otras poblaciones, y que las poblaciones asexuales también forman especies. Fue propuesto originalmente por Simpson (1961) quien define a la especie como “un linaje (una secuencia ancestro-descendiente de poblaciones) que evoluciona separadamente de otras y con sus propias tendencias y su propio papel evolutivo unitario”. Wiley (1978) retomó y modificó ligeramente este concepto y se refirió a él como “el único linaje de poblaciones ancestro descendientes que mantienen su identidad ajena a otros linajes y tiene sus propias tendencias evolutivas y destino histórico”.

Según Wiley (1978) el Concepto Evolutivo de Especie implica que a) todos los organismos pasados y presentes pertenecen a alguna especie evolutiva; b) las especies deben estar aisladas reproductivamente unas de otras tanto como se requiera para mantener separadas sus identidades, tendencias y destinos; c) la especie evolutiva puede o no exhibir diferencias fenotípicas reconocibles, entonces cualquier investigador puede sobre o subestimar el número de linajes independientes en un estudio, y d) ningún linaje evolutivo puede ser subdividido dentro de una serie de especies ancestrales y descendientes. Un grave problema que presenta este concepto, a pesar de ser teóricamente aplicable a toda la biodiversidad, es que resulta inoperante porque el criterio decisivo de afiliación de linaje no puede ser demostrado en la práctica.

5) Concepto ecológico. Propuesto por Van Valen (1976) con base en el Concepto Evolutivo de Especie. Define a la especie como “un linaje (o juego de linajes estrechamente relacionados) que ocupa una zona adaptativa mínimamente diferente de algún otro linaje en su rango y la cual evoluciona separadamente de todos los linajes fuera de su rango”. Según este concepto las especies no se definen, sólo se explican por las zonas adaptativas que habitan. La zona adaptativa es considerada por Anderson (1990) como un concepto similar al de nicho ecológico, con mayor amplitud.

6) Conceptos filogenéticos. Se han propuesto diversos conceptos denominados como conceptos “filogenéticos”, tienen algunas variantes pero se pueden resumir en tres principalmente:

- *Concepto cladístico.* Este concepto fue propuesto por Ridley (1989) con base en el método cladista propuesto por Hennig (1966) y en el trabajo de Wiley (1978). Hennig había hecho referencia a las especies

fósiles como “el grupo de organismos entre dos eventos de especiación” Ridley (1989) lo amplía y lo describe como “el grupo de organismos entre dos eventos de especiación, o entre un evento de especiación y uno de extinción o de aquellos que son descendientes de un evento de especiación”. La idea básica de este concepto es aportar la dimensión temporal enfatizando la cladogénesis (separación de un linaje) y sus implicaciones concernientes a los límites de especie.

- **Concepto filogenético basado en el diagnóstico.** Propuesto por Cracraft (1978, 1983), lo define como “un grupo irreducible de organismos, en los cuales hay un patrón parental de ancestría y descendencia, que es diagnosticablemente distinto del de otros grupos, así las especies son taxa basales diferenciados”. Sobre esta misma vertiente, más tarde, Nixon y Wheeler (1990) propusieron que la “especie es la agregación más pequeña de poblaciones (sexuales) o linajes (asexuales) diagnosticables por una única combinación de estados de carácter en individuos comparables”. Bajo este concepto, la especie se podría considerar como algunos grupos que en la actualidad reciben el nombre de poblaciones o de razas. Por ejemplo para la especie biológica *Homo sapiens*, se podrían distinguir varias especies equivalentes a las razas actuales.
- **Concepto monofilético.** Propuesto por Mishler y Donoghue (1982), y más tarde retomado por Mishler y Brandon (1987) quienes lo definen como “el taxon inclusivo más pequeño reconocido en clasificación, en el cual los organismos son agrupados por su evidencia de monofilia”. El taxón monofilético es el grupo que contiene a todos los descendientes de un ancestro común, los cuales existen en cualquier punto simultáneo del tiempo. La monofilia se puede reconocer por el análisis de sinapomorfías (caracteres derivados compartidos), lo cual concuerda con la práctica taxonómica actual (Sober, 1988; Mishler y de Luna, 1997). Nixon y Wheeler (1990) se refieren a él como Concepto Autapomórfico de Especie y Judd *et al.*, (2008) se refieren a este concepto como Apomórfico.

7) Concepto genealógico. Propuesto por Baum (1992) y Baum y Shaw (1995), se define como “grupos de organismos basales y exclusivos si sus genes coalescen más recientemente dentro del grupo que con cualquier otro miembro u organismo fuera de ese grupo”. Aunque quienes lo proponen clasifican a este concepto como filogenético, y Luckow (1995) también lo

describe como un concepto monofilético por las relaciones de ancestría común, autores como De Queiroz (1998) lo considera un concepto independiente.

8) Concepto genético. Este concepto designa a las especies que se reconocen con base en datos genéticos y moleculares. No obstante, y aunque es muy popular sobre todo en bacteriología donde lo consideran un buen concepto para esta disciplina (Goldenfeld y Woese, 2007; Wheeler y Valdecasas, 2007), se le ha juzgado como arbitrario, ya que se establece de manera arbitraria la distancia genética como criterio para delimitar especies.

9) Concepto cohesivo. Establecido por Templeton (1989), combinó algunos supuestos de los conceptos de especie biológica, evolutiva y ecológica, enfatizando los mecanismos que mantienen “cohesivos” a los linajes evolutivos que promueven las relaciones genéticas y determinan los límites de poblaciones. Afirma que la especie “es el grupo más inclusivo de organismos que tienen el potencial para cohesión fenotípica a través de mecanismos de cohesión intrínseca”. Esto implica que las poblaciones de la misma especie pueden ser intercambiables tanto genética como ecológicamente y enfatiza que hay cohesión a través del flujo de genes y que también es aplicable a taxa con reproducción asexual.

10) Concepto general de linaje (o concepto unificado). Un intento por conciliar la diversidad de conceptos de especie previos fue llevado a cabo por De Queiroz (1998), quien concluyó que todos los conceptos previos, ya sea implícita o explícitamente, igualan a las especies con los segmentos de linajes evolutivos a nivel de población, a lo que él llamó “concepto general de linaje”, de ahí también el nombre de “concepto unificado”. El autor argumenta que las diferencias entre los diversos conceptos no son fundamentales; lo que varía de cada uno es el nivel de organización al cual se refieren, pero siempre de un linaje.

Consideración de las especies

Los diez conceptos descritos con anterioridad (con sus variantes) son los más recurrentes para discutir y entender lo que es una especie; conceptos como el de especies pares en líquenes y en microorganismos como las bacterias, por ejemplo, no son considerados aquí. Otros tantos conceptos y otras variantes de los anteriores han sido propuestos como solución al antiquísimo problema del concepto de especie, esto ha traído otras discusiones que implican dudas como, 1) si las especies son entidades reales o no, 2) si las especies son clases

(grupos) o individuos, o 3) si en los conceptos propuestos se está considerando a las especies como un patrón o como un proceso. Por ello abordaremos brevemente algunas de estas cuestiones:

¿Son las especies entidades reales? Aún existe duda, sobre todo en el plano filosófico, sobre si las especies son entidades reales o si sólo son un artificio de la mente humana para facilitar el ordenamiento de la información y de la comunicación; un concepto de conveniencia sin realidad biológica (Ereshefsky, 1992). Esta posición es la base del concepto nominalista de especie que fue originalmente introducido por Darwin (Mayr, 1963) al considerar a las especies como entidades cambiantes, imposibles de delimitar y, por consiguiente, inexistentes como unidades reales en la naturaleza.

La posición nominalista que niega la realidad de la especie se ha visto reforzada por algunos eventos en plantas con frecuente hibridación, como ciertos grupos de encinos y los dientes de león, en donde los límites de lo que se considera especie no son claros, siendo protagonistas de verdaderas “historias de horror”, como las refiere Rieseberg *et al.*, (2006).

Independientemente de la posición filosófica sobre la realidad de la especie, la mayoría de los biólogos las consideramos como unidades de protección de genotipos armoniosos y bien integrados; aceptamos su existencia real y las vemos como linajes que se reproducen y evolucionan, que juegan un papel ecológico e interactúan con otras especies, todas con una base genética, y que a su vez presentan cambios y variaciones espacio-temporales muy particulares (Valencia, 1991; Valencia, 2009).

¿Son las especies clases o individuos? Otro punto de controversia surge cuando se considera a la especie como una clase o como un individuo. Una especie, según el criterio de clase, se basa en que sus integrantes tienen una esencia que determina si pertenecen o no a ésta, es decir, sus integrantes comparten un único juego de rasgos comunes; además considera que las especies carecen de límites temporales y espaciales. En este sentido las especies podrían ser inexistentes en el universo real y carentes de evolución.

La idea de que las especies son clases o tipos naturales establece que los organismos son miembros de un grupo debido a sus propiedades intrínsecas y no por sus relaciones de herencia. De estas ideas surge, por ejemplo, el *Concepto de especie como grupos de propiedades homeostáticas* “homeostatic property cluster natural kinds” (HPC por sus siglas en inglés). Este concepto fue propuesto por Boyd (1991) y de acuerdo con Ereshefsky (2007) deja a las especies en el plano de las clases al definirlas a través del criterio de propiedades homeostáticas que, según el mismo Ereshefsky, podrían no corresponderse con entidades genealógicas ni históricas, ya que el criterio de

homeostasis puede resultar poco afortunado; por ejemplo, al utilizar el criterio de carnívoros, puede dejar juntos grupos que no están emparentados filogenéticamente.

Contrario a las ideas de clase, Ghiselin (1966, 1987, 1988) y Hull (1976) propusieron que se considere a las especies como individuos y no como clases. Rieppel (2008) dice que de acuerdo con la idea de considerar a las especies como individuos, los organismos que las conforman tienen cohesión y adhesión en el mismo sentido que los individuos. Las especies son individuos concretos, unidos por la herencia entre sus partes e individualizadas por su único origen evolutivo; sus propiedades no pueden ser universales, sino que deben particularizarse y pueden cambiar a través del tiempo.

Más allá del plano filosófico, cuando un taxónomo considera a las especies como clases, e incluye a un individuo en un grupo atendiendo a algún carácter, no tiene en mente la rigidez y arbitrariedad que algunos filósofos reclaman para la especie como una clase (Valencia, 2009). Es posible tener una combinación de estas dos ideas, ya que si las especies tienen propiedades, además de un origen común, entonces pueden ser concebidas como clases y como individuos respectivamente (Valencia, 2009).

La especie como un patrón o como parte del proceso de especiación

Un punto interesante que permite enlazar los conceptos de especie con los procesos de especiación es precisamente el cómo se consideran los diferentes conceptos de especie, es decir, ¿son las especies patrones o procesos? Son patrones cuando el concepto implica tratar a las especies como productos finales de la evolución, que permiten describir a la diversidad biológica en taxonomía, y son procesos cuando permiten conocer como evolucionan los grupos y por lo tanto cómo ha surgido la diversidad biológica.

De Queiroz (1998) ve a las especies como procesos y las trata como segmentos de linajes evolutivos. Menciona que las partes de la unidad de evolución pueden ser reconocidas a través de diferentes criterios dependiendo del momento en que las especies sean consideradas y consecuentemente se aplican diferentes conceptos, como el biológico, ecológico o filogenético, según el momento de especiación o de evolución de las especies.

Los procesos de especiación son tan diversos y en ocasiones tan largos con relación al tiempo de vida de los humanos, que es imposible aplicar un solo concepto universal con base en la idea de proceso (De Queiroz, 1998; Wheeler y Valdecasas, 2007). Además, en la mayoría de los casos los procesos de especiación no se conocen y solamente se infieren de observaciones del mundo actual. Por el contrario, las especies como patrón son la unidad básica

en la taxonomía y se pueden probar empíricamente.

Entre los conceptos que consideran a las especies como patrones están el tipológico, el taxonómico, el biológico, el genético y el de grupos de propiedades homeostáticas. Todos ellos tratan a las especies como los productos finales de un proceso de especiación, mientras que el resto de los aquí descritos tratan a las especies como linajes y procesos.

Discusión y conclusiones

Se ha escrito tanto acerca del concepto de especie que algunos autores (e.g. De Queiroz, 1998) la han mencionado como una industria creciente en la generación de conceptos, que ha llevado a su vez a la generación del ahora famoso “problema de especie”.

Algunos de estos problemas son las formas con reproducción uniparental, o las formas que han surgido por poliploidia o por hibridación. En un ejemplo de este último caso, cuando hay hibridación y su consecuente introgresión, los conceptos de especie taxonómico (que es el más práctico) y el biológico (que es uno de los más usados) son difíciles de aplicar, ya que los caracteres morfológicos que se deben observar para distinguir a las especies (que son la base del reconocimiento bajo el concepto taxonómico de especie) y los límites reproductivos (que son la base del reconocimiento bajo el concepto biológico de especie) están siendo quebrantados, produciendo grupos taxonómicamente difíciles.

Por otra parte, dentro de los diversos conceptos de especie considerados como filogenéticos, hay desacuerdos por el hecho de que podría haber una ausencia de monofilia en las poblaciones durante los primeros estadios de diferenciación que permitan reconocerlas como especies, particularmente cuando se utiliza DNA mitocondrial para su delimitación, ya que en algunos casos se generan patrones parafiléticos en las reconstrucciones (Funk y Omland, 2003; McKay y Zink, 2009). Sin embargo, y a pesar de las dificultades tanto en el desarrollo de conceptos, así como en las dificultades biológicas planteadas por los organismos *per se*, se han logrado importantes avances en este campo; por ejemplo, el reconocimiento de las especies como linajes o el contar cada vez con mayor cantidad de datos empíricos que permiten el planteamiento de criterios para conocer y entender mejor a los diferentes grupos de organismos. Finalmente, aunque aún no hay acuerdo en la aceptación de un concepto universal de especie, lo cual a su vez repercute en el entendimiento de los procesos y patrones de cómo surgen las especies, es importante conocer y promover la discusión sobre el “concepto de especie”, ya que ello, como todo en la ciencia, permitirá el avance hacia la frontera con la

realidad.

19 *Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México*

20 *Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México*

Referencias

- Anderson, L. 1990. The driving force: Species concepts and ecology. *Taxon* 39: 375 – 382.
- Arnold, M.L. 1997. *Natural hybridization and evolution*. Oxford University Press, New York, EUA.
- Baum, D.A. 1992. Phylogenetic species concepts. *Trends Ecol. Evol.* 7: 1 – 2.
- Baum, D.A. y Shaw, K.L. 1995. Genealogical perspective on the species problem. En: Hoch, P.C. y Stephenson, A.G. (eds.). *Experimental and molecular approaches to plant biosystematics*. St. Louis: Missouri Botanical Garden. pp. 289 – 303.
- Boyd, R. 1991. Realism, anti-foundationalism and the enthusiasm for natural kinds. *Philos. Stud.* 61: 127 – 148.
- Cracraft, J. 1978. Science, philosophy, and systematics. *Systematic Zoology* 27: 213 - 216.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. En: Johnston, R.F. (ed.). *Current ornithology*. Plenum Press, New York. EUA. pp. 159-187.
- Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. En: Otte, D. y Endler, J.A. (eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, EUA. pp. 28 – 59.
- De Queiroz, K. 1998. The General Lineage Concept of Species, Species Criteria, and the Process of Speciation. A Conceptual Unification and Terminological Recommendations. En: Howard, D.J. y Berlocher, S.H. (eds.). *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press. New York. EUA. pp 57 – 75.
- Eldredge, N. y Cracraft, J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York, EUA.
- Ereshefsky, M. 1992. *The units of evolution: essays on the nature of species*. MIT Press, Cambridge, MA., USA.
- Ereshefsky, M. 2007. Foundational issues concerning taxa and taxon names. *Systematic Biology* 56: 295 – 301.
- Funk, D.J. y Omland, K.E. 2003. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 397 – 423.
- Ghiselin, M.T. 1966. An application of the theory of definitions to taxonomic principles. *Systematic Zoology* 15: 127– 130.
- Ghiselin, M.T. 1987. Species concepts, individuality, and objectivity. *Biology and Philosophy* 2: 127 – 143.
- Ghiselin, M.T. 1988. Species individuality has no necessary connection with

- evolutionary gradualism. *Systematic Zoology* 37: 66 – 67.
- Goldenfeld, N. y Woese. 2007. Biology's next revolution. *Nature* 445: 369.
- Grant, V. 1989. *Especiación Vegetal*. Limusa. México.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics* (Traducción al inglés). Urbana: University of Illinois Press. EUA.
- Howard, J. y Berlocher, S.H. 1998. *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press. New York, EUA.
- Hull, D. 1976. Are species really individuals? *Systematic Zoology* 25: 174–191.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F. y Donoghue, M.J. 2008. *Plant Systematics. A Phylogenetic Approach*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, EUA.
- Lambert, D.M. y Spencer, H.G. 1995. *Speciation and the Recognition Concept. Theory and Application*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, EUA.
- Luckow, M. 1995. Species Concepts: Assumptions, Methods and Applications. *Systematic Botany* 20: 589 – 609.
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the Origin of species*. New York: Columbia University Press, EUA.
- Mayr, E. 1957. Species concepts and definitions. In: *The species problem*. E. Mayr (ed.). *Am. Assoc. Adv. Sci. Publ.* 50: 1 – 22.
- Mayr, E. 1963. *Populations, species and evolution an abridgment of animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EUA.
- McKay, B.D. y Zink, R.M. 2009. The causes of mitochondrial DNA gene tree paraphyly in birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. doi:10.1016/j.ympev.2009.08.024
- Mishler, B.D. y Donoghue, M.J. 1982. Species concepts: a case for pluralism. *Systematic Zoology* 31: 491 – 503.
- Mishler, B.D. y Brandon, R.N. 1987. Individuality, Pluralism and the Phylogenetic Species Concept. *Biology and Philosophy* 2: 397 – 414.
- Mishler, B.D. y de Luna, E. 1997. Sistemática filogenética y el concepto de especie. *Bol. Soc. Bot. México* 60: 45 – 57.
- Nixon, K.C. y Wheeler, Q.D. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6: 211 – 223.
- Paterson, H.E.H. 1985. The recognition concept of species. En: Vra, E.S. (ed.). *Species and speciation*. Transvaal Museum, Pretoria. pp. 21 – 29.
- Ridley, M. 1989. The cladistic solution to the species problem. *Biology and Philosophy* 4: 1 – 16.
- Rieppel, O. 2008. Origins, taxa, names and meanings. *Cladistics* 24: 598–610.
- Rieseberg, L.H., Wood, T.E. y Baack, E. J. 2006. The nature of plant species. *Nature* 440: 524 – 527.

- Simpson, G.G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. New York: Columbia University Press, EUA.
- Sober, E. 1988. *Reconstructing the past. Parsimony, Evolution and Inference*. MIT Press, Cambridge, EUA.
- Sokal, R.R. y Crovello, T. 1970. The biological species concept: A critical evaluation. *American Naturalist* 104: 127 – 153.
- Stace, C.A., 1978. Breeding systems, variation patterns and species delimitation, En: Street, H. E. (ed.). *Essays in plant taxonomy*. Academic Press. London, England. pp. 57 – 78.
- Templeton, A.R. 1989. The Meaning of Species and Speciation: A Genetic Perspective. En: Otte, D. y Endler, J.A. (eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, EUA. pp. 3 – 27.
- Valencia, A.S. 1991. El problema de la especie. *Ciencias* 24: 13 – 22.
- Valencia, A.S. 2009. ¿Es la solución del problema de la especie un ideal platónico en la cima de una torre de Babel? En: Morrone, J.J. y Magaña, P. (eds.). *Evolución biológica*. Facultad de Ciencias, UNAM. México. pp 273 – 296.
- Van Valen, L. 1976. Ecological species, multispecies and oaks. *Taxon* 25: 233 – 239.
- Wheeler, Q.D. y Meier, R. 2000. *Species Concepts and phylogenetics theory, a debate*. Columbia University Press, New York. EUA.
- Wheeler, Q.D. y Valdecasas, A.G. 2007. Taxonomy: Myths and Misconceptions. *Anal. Jardín Bot. Madrid* 64: 237 – 241.
- Wiley, E.O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology* 27: 17 – 26.
- Wilson, R.A. 1999. *Species: new interdisciplinary essays*. MIT Press, Cambridge, MA., USA.

MODELOS DE ESPECIACIÓN

Enrique Arbeláez-Cortés, Luis A. Sánchez-González, Susana Valencia Ávalos,
Adolfo G. Navarro-Sigüenza²¹

Introducción

Una de las características más notorias de la vida es su diversidad, la cual es el resultado de la interacción del escenario geográfico, el tiempo y diferentes procesos evolutivos (mutación, selección natural y adaptación, entre otros) que conlleva la formación de nuevos linajes a partir de linajes preexistentes a través de un proceso denominado especiación. La diversidad biológica es un término que hace alusión al gran número de linajes, formas y adaptaciones de los seres vivos que existen en nuestro planeta. El número de especies vivientes que se estima existen en la Tierra es de entre 5 y 10 millones (May, 1988; May *et al.*, 1995) hasta 50×10^6 (Erwin, 1991), y ocho millones de especies uno de los estimados más robustos y recientes (Mora *et al.*, 2011; Scheffers *et al.*, 2012). Cada una de esas especies, al igual que cada una de los millones de especies ahora extintas que han habitado el planeta, se ha originado a través de la especiación.

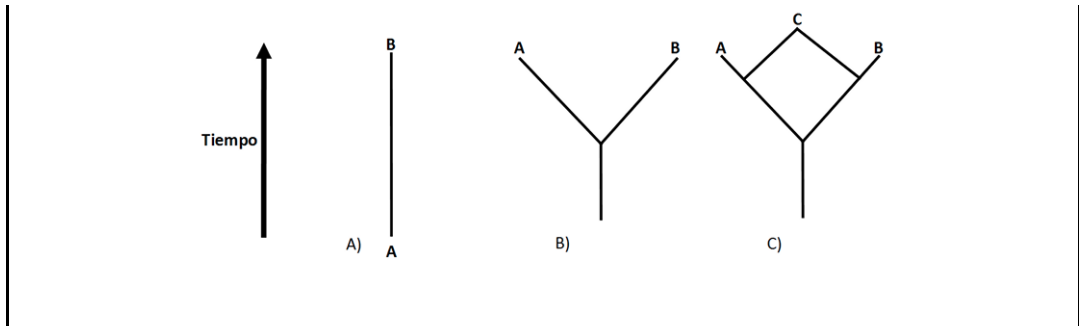
La especiación es parte de la evolución y puede ser definida, según De Queiroz (1998), como el proceso a través del cual se forman nuevas especies como resultado de nuevas y diferentes combinaciones génicas en poblaciones separadas (Grant y Grant, 1989). Cuando se trata de organismos con reproducción cruzada, el proceso de especiación implica el desarrollo de mecanismos de aislamiento reproductivo (precigóticos o postcigóticos), que constan de barreras al flujo génico entre diferentes especies. La especiación es un fenómeno complejo que en general da origen a dos formas principales: la *especiación aditiva*, que resulta en la evolución de dos o más especies a partir de un solo ancestro común; mientras que si el proceso resulta en una reducción del número de especies (por ejemplo la mezcla total de dos especies para formar una tercera, Brooks y Wiley, 1988), se le llama *especiación reductiva*.

Wiley (1981) y Morrone (2013) ofrecen un panorama general de los

modelos (“modos”) de especiación, los cuales están en relación directa con el patrón de relaciones filogenéticas (genealogías) de las especies involucradas, tanto las parentales como las resultantes o “hijas”. Para empezar a analizar y discutir estos modelos debemos entender también que las especies representan linajes evolutivos de poblaciones que tienen una continuidad a través del tiempo y el espacio geográfico. Por ello, la cronología de los eventos de separación o continuidad geográfica durante los cuales actúan los diferentes procesos evolutivos, es crucial para comprender las diferencias entre los mecanismos y sus resultados.

El patrón filogenético sugiere que hay tres modelos de especiación (figura 1): por anagénesis, por cladogénesis y reticulada. El modo gradual, anagénesis o especiación filética (figura 1a) hace referencia a la acumulación de cambios (e.g., caracteres distintos, mutaciones genéticas) a lo largo del tiempo dentro de un mismo linaje, lo que lleva a la aparición de formas distintas que se sustituyen a lo largo de un continuo temporal (cronoespecies). En este modelo no se incrementa el número de especies, y se basa en el principio de que el cambio acumulado en un linaje produce la diferenciación (especiación). La aplicación del concepto de especiación filética ha llevado, de manera errónea, a la subdivisión de linajes únicos (especies) en varios fragmentos (las mencionadas cronoespecies) de manera artificial y arbitraria. Dado que este cambio ocurre en un solo linaje, aquí no se considera como un proceso que origine nuevas especies, y por lo tanto no será discutido más en este capítulo. La forma cladogenética de la especiación (fig, 1b), que es la más ampliamente estudiada, describe la multiplicación de especies por división de linajes en diferentes escalas temporales. El otro modo de especiación es la reticulada (figura 1c), que ocurre cuando dos linajes distintos se unen para formar uno nuevo, lo cual puede ocurrir de dos maneras diferentes. Una de ellas implica que la aparición del linaje “hijo”, o resultante, no involucra la extinción de los linajes progenitores, de este modo resulta en un tipo de especiación aditiva. Sin embargo, cuando la fusión de los linajes progenitores resulta en la extinción de los mismos, quedando únicamente el linaje “hijo”, es especiación reductiva, denominada así debido a la pérdida de linajes ocurrida a causa de la formación de un tercero.

Figura 1. Distintas formas del proceso de especiación. a) Anagénesis, b) Cladogénesis, c) Reticulada. Esta última puede ser aditiva (cuando los tres linajes permanecen) o reductiva (si los linajes progenitores A y B se extinguen para formar a C, que es el linaje que persiste).



Tradicionalmente, los modelos de especiación se han dividido de acuerdo al grado de separación geográfica implicado en la división de una especie en sus especies hijas. En la mayoría de los casos la separación geográfica total o parcial es parte del proceso de especiación, pero en caso de no haberla se involucran aspectos ecológicos (e.g., periodos distintos de floración), etológicos (e.g., el comportamiento y procesos que median en la reproducción) o con fenómenos a nivel orgánico (e.g., parasitismo o poliploidía).

Es importante también tener en mente que cualquier clasificación de los modos o modelos de especiación puede resultar ambigua, debido a que muchas veces dos procesos, considerados modos diferentes de especiación, interactúan en una misma historia para dar origen a especies nuevas, ya sea porque uno es consecuencia del otro o porque los dos son complementarios. Una razón adicional que hace difícil la clasificación de los modelos de especiación es el hecho de que cada evento de especiación es único en sí mismo, como los linajes cuyas historias se originan en él.

El estudio de la especiación y los modos en que ocurre dependen mucho del concepto de especie considerado (ver capítulo 11). En caso de aceptarse el concepto biológico de especie, el estudio de la especiación se centraría en el origen de los mecanismos de aislamiento reproductivo. Por otra parte, bajo un concepto filogenético, el estudio de la especiación se basaría en el origen de caracteres nuevos que indiquen historias evolutivas separadas y que permitan identificar linajes independientes.

Este capítulo se enfoca en la descripción, explicación y ejemplificación de los modelos que se considera explican la división de las especies de organismos con reproducción sexual en la naturaleza. En el caso de organismos asexuales, algunos procesos evolutivos como selección natural o deriva génica pueden generar grupos discretos reconocibles como especies (Coyne y Orr, 2004). Sin embargo, las dificultades de plantear un concepto de especie que incluya todas las formas de vida conocidas son las mismas que se encuentran al proponer modelos de especiación para organismos con reproducción no-sexual (Wheeler y Meier, 2000). Los ejemplos, en su mayoría, presentan evidencias de la

ocurrencia de la especiación de acuerdo con uno de los modelos discutidos. Pero en otros casos se presentan sistemas biológicos con patrones posibles bajo uno de los modelos, pero que no permiten saber con certeza si efectivamente la especiación ocurrió de esa manera.

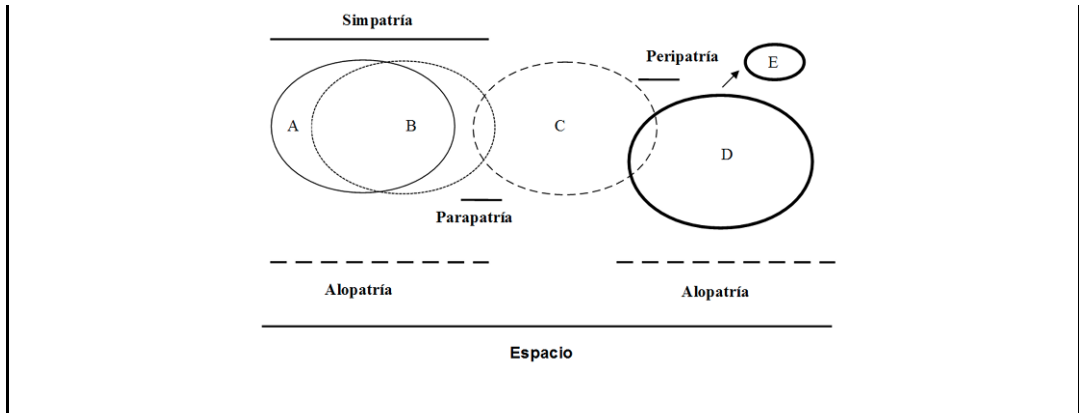
La clasificación de los modelos de especiación relacionada con la distribución geográfica

Tradicionalmente se ha considerado que el factor más importante en la división de una especie es la separación geográfica; sin embargo, la separación geográfica *per se* no es la responsable de la especiación, aunque esto también es dependiente del concepto de especie preferido. De este modo, para algunos taxones la división geográfica de las poblaciones lleva inexorablemente a la especiación, pero en otros no. Se reconocen tres modelos principales de especiación geográfica de acuerdo con el grado de separación entre las poblaciones implicadas durante el proceso: alopatría, parapatría y simpatría. Es importante mencionar que se han propuesto otros modelos como la aloparapatría y la estasiopatría, los cuales se consideran generalmente variantes de los modos principales (Wiley, 1981). Para entender mejor estos tres modelos es importante pensar en la simpatría y la alopatría como los dos extremos en un continuo de separación geográfica, entre los cuales se encuentra la parapatría (figura 2).

Especiación por alopatría

La especiación de modo alopátrico implica el aislamiento entre poblaciones de una especie por la aparición de separaciones geográficas marcadas (e.g., barreras geológicas o ecológicas) que promueven la diferenciación evolutiva. La especiación alopátrica requiere que el proceso de especiación, desde su inicio hasta el final, se lleve a cabo con las poblaciones hijas en aislamiento geográfico, a menudo dividida en dos modos que implican diferentes mecanismos: vicarianza y peripatría (Coyne y Orr, 2004).

Figura 2. Representación gráfica de los modos de especiación principales. La especiación simpátrica ocurre en $A \cup B$, mientras que la parapatría ocurre en $B \cap C$. El modo peripátrico ocurre en $C \cap D$ y entre D a E (Efecto fundador). Finalmente, el modo de especiación alopátrico ocurre entre A y D ; también otras combinaciones son probables.



Especiación por vicarianza

En la vicarianza, el aislamiento reproductivo o los nuevos caracteres evolucionan después de que la distribución geográfica de una especie se divide por la aparición de una barrera. Las barreras se pueden deber a eventos climáticos o geológicos (e.g., glaciaciones, formación de montañas); estas barreras impiden el flujo génico y permiten que las poblaciones diverjan por deriva génica o selección natural. Generalmente, el modelo de especiación vicariante deja un patrón en el que la distribución geográfica de especies hermanas coincide con la ocurrencia de alguna barrera geográfica presente o pasada; además, es frecuente que la misma barrera coincida para pares de especies de diferentes grupos biológicos, formando un patrón de congruencia geográfico/taxonómico. En algunas ocasiones la separación entre poblaciones se debe a que se encuentran en diferentes hábitats que están contiguos (e.g., el bosque inundable y bosque de tierra firme en el Amazonas; Aleixo, 2002); esto se conoce como “vicarianza ecológica”, y los casos de especiación mediados por este tipo de vicarianza se analizan más adelante.

Un caso de vicarianza bien documentado en animales es el de los camarones del género *Alpheus* que habitan en ambos lados del Istmo de Panamá (Knowlton *et al.*, 1993). Filogenias basadas en datos moleculares revelaron que existen varios pares de especies hermanas entre el mar Caribe y el océano Pacífico, confirmando la separación geográfica de una población única en el pasado. Además, estudios de laboratorio indicaron un fuerte aislamiento reproductivo entre miembros de cada par de especies. Los datos moleculares indican que los pares de especies no divergieron al mismo tiempo, sino en un periodo entre 3 millones y 10 mil años atrás (Knowlton y Weig 1998). Esta evidencia coincide con un modelo de especiación vicariante, ya que el Istmo de Panamá se cerró gradualmente y condujo a la separación de aquellas especies que viven a mayores profundidades primero. Otro ejemplo

de especiación vicariante es el de las especies del género *Lepidocolaptes*, un ave trepatroncos Neotropical, que muestra especies con distribuciones principalmente alopatricas (i. e. que no se solapan), incluyendo una especie endémica de las montañas del centro y norte de México (*L. leucogaster*). Este género tiene un patrón filogenético marcado, en el que las especies montañas están más relacionadas entre sí que con las de tierras bajas (Arbeláez-Cortés *et al.*, 2012).

Un escenario paleoclimático ampliamente utilizado para explicar especiación por un modo vicariante es la teoría de refugios pleistocénicos (Haffer 1969, 2008). De acuerdo con esta teoría los cambios climáticos provocados por el avance y retroceso de los glaciares durante el Pleistoceno promovieron la separación y evolución de un gran número de especies de aves en la región del Amazonas, en Sudamérica, lo que explicaría la gran diversidad de aves de esa selva en comparación con áreas similares en los trópicos de África y del sur de Asia. La misma teoría se ha usado para explicar la distribución actual y la divergencia reciente de diferentes taxones en zonas templadas. Para Sudamérica, Haffer (1969, 2008) notó la coincidencia entre la distribución de especies de aves estrechamente relacionadas (e.g., tucanes del género *Selenidera* y las chachalacas del género *Ortalis*) con las regiones que presentan la mayor precipitación pluvial en la cuenca Amazónica. Aparentemente, estas áreas han mantenido los mismos regímenes de precipitación desde el Pleistoceno (2 millones de años atrás), por lo que son consideradas “áreas de alta estabilidad ecológica”, que podrían haber mantenido distintos taxones aún ante cambios climáticos mayores. La teoría postula que el avance de las glaciaciones en las regiones polares produjo que una gran cantidad de agua quedara retenida en los glaciares en forma de hielo, reduciendo considerablemente la precipitación en toda la Tierra, provocando que las regiones selváticas quedaran concentradas solo en las áreas de alta estabilidad ecológica, lo que condujo a la formación de varios parches selva aislados por zonas con vegetación abierta (sabanas). La distribución de varias especies quedó, entonces, limitada a estos parches selváticos (“refugios”). Este aislamiento promovió, en la mayoría de los casos, la evolución independiente de cada población y su posterior especiación.

Una vez que el efecto de las glaciaciones se redujo, las selvas amazónicas volvieron a cubrir amplias extensiones. Los efectos de la separación geográfica (vicarianza) podían ser observados de tres maneras: áreas con reemplazos abruptos (cuando las especies habían divergido genéticamente pero no ecológicamente), áreas de solapamiento de especies (cuando las especies habían divergido a nivel genético y ecológico) y áreas de hibridización (cuando

las poblaciones no presentaban divergencia genética o ecológica). Haffer denominó a todas estas zonas de contacto secundario como “áreas de sutura”. A pesar de las críticas (e.g., Colinvaux 1997, Colinvaux *et al.*, 2000) el escenario propuesto por la teoría de refugios sigue usándose como explicación de especiación por vicarianza debido a cambios paleoclimáticos, aunque ahora se considera que los eventos paleoclimáticos más recientes no han promovido necesariamente siempre la especiación, aunque sí han generado divergencias genéticas marcadas entre poblaciones (Rull, 2008).

Especiación por peripatría

Este modelo de especiación se diferencia de la vicarianza por el tamaño (N_e , número efectivo de individuos) de las poblaciones implicadas. Por definición, la peripatría se refiere a especiación en poblaciones aisladas y periféricas con respecto a la distribución general de la especie. Estas poblaciones son pequeñas y pueden originarse por división vicariante o por dispersión de pocos individuos a través de una barrera (efecto fundador). En las poblaciones peripátricas la selección natural puede ser fuerte, dada la colonización de hábitats nuevos, y la deriva génica es importante debido a su tamaño pequeño. Un caso de especiación peripátrica dejaría un patrón biogeográfico en donde una de las nuevas especies tendría una distribución marginal y un tamaño poblacional histórico pequeño con respecto a especies parentales. Estos casos son usualmente los que se encuentran en especies endémicas de islas oceánicas cuyo pariente más cercano habita el continente o en archipiélagos en donde las diferentes islas tienen diferentes especies. La razón por la que la especiación asociada a islas oceánicas es compatible con un modelo de especiación peripátrica es que, de acuerdo con la ubicación y tamaño de las islas con respecto al continente, probablemente ocurrió un solo evento de colonización por parte de unos pocos individuos.

Los taxones endémicos de islas oceánicas sugieren la ocurrencia de peripatría posibilitada por eventos de dispersión (Coyne y Orr, 2004), como puede ser el caso de los pinzones de las islas Galápagos. Este grupo monofilético de especies (Sato *et al.*, 1999) está compuesto por alrededor de catorce especies, trece de las cuales se encuentran en el archipiélago de las Galápagos, mientras que la última, *Pinaroloxias inornata*, se encuentra en la isla Cocos, a unos 770 km al noroeste del archipiélago. La monofilia de estas especies, junto con el origen volcánico de las islas, sugiere que un evento de dispersión involucró a unos pocos individuos que partieron de las Galápagos hacia la isla Cocos, donde *P. inornata* divergió de su ancestro (Sato *et al.*, 1999). Un ejemplo adicional de este modelo de especiación en un archipiélago son los

grillos ápteros del género *Laupala* en las Islas de Hawaii (Shaw, 2002). Varias especies hermanas de estos grillos habitan diferentes islas y virtualmente ninguna especie se encuentra en más de una isla. De treinta y seis casos bien estudiados de este género, diecisiete muestran evidencias de haber sido originados por peripatría (Shaw, 2002; Mendelson y Shaw, 2005).

Otro ejemplo es el de una especie insular de perezoso (género *Bradypus*) del Caribe. En Panamá, en la isla Escudo de Veraguas, existe una población aislada de perezosos que fue separada de la población continental por un aumento en el nivel medio del nivel del mar ocurrido hace unos 8,900 años (Anderson y Handley, 2002). La población de la isla Escudo acumuló, por deriva génica, cambios en el pelaje y en la estructura craneal, además de presentar un tamaño significativamente menor con respecto a los perezosos de tierra firme y un hábitat distinto (el mangle rojo, *Rizophora mangle*). Estos cambios permitieron su reconocimiento y descripción como una especie nueva: *Bradypus pygmaeus* (Anderson y Handley, 2001), a pesar del corto tiempo de separación de las poblaciones de tierra firme.

En las zonas continentales la especiación peripátrica es mucho más difícil de detectar. Dos especies hermanas separadas geográficamente, con una de ellas presentando una distribución muy pequeña, no necesariamente puede resultar de peripatría, sino de especiación por vicarianza seguida por reducción demográfica (Coyne y Orr, 2004); sin embargo, existe al menos un caso plausible de especiación peripátrica en el continente. Los caracoles del género *Euhadra* en Japón presentan diferencias en la dirección de enrollamiento de la concha que impiden que se reproduzcan entre sí caracoles con conchas enrolladas en sentidos contrarios (Ueshima y Asami, 2003). Dado que tal transición es opuesta a selección natural (los nuevos morfos de concha estarían en desventaja reproductiva), el nuevo tipo de concha debió aparecer y fijarse rápidamente en un lugar aislado de la mayor parte de la población.

Especiación por parapatría

La especiación parapátrica involucra el aislamiento entre dos poblaciones que mantienen flujo génico limitado a través de una zona estrecha de contacto durante el proceso de divergencia. Esta situación crea oportunidades para la aparición y mantenimiento de diferencias genéticas entre poblaciones a pesar de que hay migración de individuos entre ellas (Gravilets *et al.*, 2000). La parapatría también involucra la adaptación de las poblaciones a sus hábitats locales, lo cual origina una sucesión de poblaciones relativamente diferentes a lo largo de la distribución de la especie, conocidas como clina (e.g., Bull, 1991). El flujo génico entre poblaciones de una clina puede verse interrumpido, ya

que los híbridos (entre poblaciones adaptadas a diferentes ambientes) generalmente tienen menor adecuación biológica (*fitness*) que los individuos de las poblaciones parentales y son eliminados por selección natural, la cual puede generar otros cambios que promoverían la separación. El modelo de especiación parapátrico puede evidenciarse por un patrón biogeográfico en el que las distribuciones de especies hermanas colindan estrechamente y a menudo se encuentran zonas híbridas entre ellas. La especiación parapátrica es intuitivamente razonable y con certeza ocurre en la naturaleza, sin embargo es muy difícil demostrarla, porque el patrón biogeográfico resultante de este proceso podría originarse también por otras razones (e.g., contacto secundario entre linajes que divergieron en alopatría).

Ejemplos de este tipo de especiación se pueden encontrar en plantas que se adaptan para crecer en suelos salinos, yesosos o con algunas concentraciones de metales pesados particulares. Esto representa un factor selectivo muy fuerte y las plantas que no son tolerantes a tales condiciones no prosperan en estos sitios, presentándose una divergencia y posterior aislamiento reproductivo. Si se determinara un caso en el cual la especie hermana de una especie especialista de este tipo de suelos estuviera en la zona adyacente, este podría ser explicado por parapatría (Coyne y Orr, 2004).

Hay un caso particular de distribución clinal, conocido como “anillo de especies”, aunque algunos autores no lo consideran un caso estricto del modo de especiación parapátrico (e.g., Coyne y Orr, 2004). Un anillo de especies está conformado por poblaciones que rodean una barrera geográfica (e.g., una cordillera) y que presentan intercambio libre de genes, excepto en un lugar donde las poblaciones adyacentes están reproductivamente aisladas (Coyne y Orr, 2004). Este caso se presenta en un tipo de aves de las montañas del Himalaya (género *Phylloscopus*), *P. trochiloides*; un extremo de la distribución está conectado a través de una serie de poblaciones con diferencias sutiles (subespecies) alrededor de la meseta tibetana con *P. plumbeitarsus* (Irwin *et al.*, 2001). En los lugares donde *P. trochiloides* y *P. plumbeitarsus* sobrelapan sus distribuciones, comparten el hábitat pero no hibridizan; además, no reaccionan ante los cantos de la otra especie, y análisis con datos moleculares indican una separación profunda (Irwin *et al.*, 2001).

Especiación por estasispatría

Este modo especial de especiación alopátrica se confunde con la especiación parapátrica (Wiley, 1981) e involucra la diferenciación al azar de distintas poblaciones separadas (aunque dentro del área de distribución de la especie parental) a través de reacomodos cromosómicos complementarios que surgen

en individuos con capacidades de dispersión limitadas y, en consecuencia, con flujo génico limitado. Estos reacomodosse pueden lograr mediante inversiones, fusiones o translocaciones en los cromosomas; sin embargo, tales rearrreglos solo son exitosos bajo condiciones de homocigidad, debido a que la heteocigosidad presenta una viabilidad reducida. De esta manera, la diferenciación se mantiene por selección hacia los heterócigos cuando se establecen zonas de contacto secundario. La poliploidía podría calificar como un caso de especiación estasipátrica; sin embargo, distintos autores han propuesto que podría ser el caso más común de especiación simpátrica. En este sentido, la asignación de la poliploidía como un modelo de especiación difiere simplemente en la magnitud de separación geográfica involucrada: cuando los rearrreglos cromosómicos ocurren dentro de individuos de una misma población, podemos pensar en el modo simpátrico; sin embargo, si éstos ocurren en poblaciones separadas, puede pensarse en un modo de especiación estasipátrico.

Especiación por simpatría

Este modelo de especiación considera que las especies nuevas pueden aparecer dentro de una sola población cuyos individuos originalmente se reproducen libremente, es decir en panmixia. Este planteamiento ha sido ampliamente debatido y criticado, pero hay ejemplos naturales de que esto puede ocurrir, aunque su frecuencia sea baja. Un ejemplo hipotético que permite explicarlo involucra la especialización por hospedero en insectos fitófagos (Coyne y Orr, 2004): una población usa un hospedero A pero aparecen mutantes que prefieren un hospedero B; si esos mutantes se alimentan y reproducen únicamente en el nuevo hospedero, terminarán divergiendo. En este caso la evolución del aislamiento no se vio favorecida por separación geográfica sino por variación genética (i. e. mutaciones). En plantas, este tipo de especiación puede surgir cuando las poblaciones que comparten área geográfica desplazan sus periodos de floración (asincronía reproductiva) o pasan por un periodo de alteración cromosómica que produce aislamiento reproductivo respecto a la población original. Tanto estos procesos como la poliploidía pueden dar origen a nuevas especies en simpatría, pero estos casos serán analizados más adelante, dentro del marco de los otros modos de especiación.

La evidencia más convincente de especiación por simpatría es la de grupos monofiléticos de especies, confinados en hábitats aislados muy pequeños, como es el caso de los escarabajos (Curculionidae) fitófagos del género *Microcryptorhynchus* que habitan la pequeña isla de Rapa (42 km²), en la

Polinesia Francesa. Probablemente este sea un caso de especiación simpátrica, ya que existen 67 especies endémicas (White, 1978; Paulay, 1985), aunque la topografía de la isla y su historia geológica ha sido compleja, lo cual sugiere que otros modos de especiación podrían estar involucrados.

La compleja e interesante historia de diversificación de los peces cíclidos en los lagos africanos es otro posible ejemplo de especiación en simpatría. Los tres lagos mayores (Tanganyika, Malawi y Victoria) contienen más de 1,500 especies de peces cíclidos (Coyne y Orr, 2004). Al parecer ese gran número de especies se ha originado al interior de cada lago, donde la especialización trófica, el dimorfismo sexual y el comportamiento reproductivo son algunas de las causas que pueden explicar tal diversificación (Coyne y Orr, 2004). La monofilia de las especies dentro de cada lago soporta la idea de especiación de un modo simpátrico.

Las dificultades de determinar un modo de especiación simpátrico surgen a partir de la cantidad de variantes en que este puede ocurrir. Todas estas variantes producen la aparición de nuevas especies dentro de una misma región geográfica, la cual es la condición *sine qua non* para la ocurrencia de este modo de especiación. Debido a lo anterior, la evolución de diferencias ecológicas aparece como la responsable de la divergencia de una parte de la población. Así, las diferencias ecológicas entre especies estrechamente relacionadas sugiere a la selección natural como el mecanismo implicado en su especiación.

La selección natural desencadenada por cambios en las relaciones ecológicas o por la invasión de nuevos hábitats es muy importante en la divergencia adaptativa y en la especiación (Orr y Smith 1997). En general, los mecanismos de especiación que involucran procesos ecológicos producen barreras precigóticas a la reproducción de individuos de diferentes poblaciones (Ver capítulo sobre *Mecanismos de Aislamiento Reproductivo* en este mismo libro). Estos mecanismos incluyen: 1) aislamiento por divergencia de hábitat, 2) aislamiento por polinizadores, 3) aislamiento por asincronía reproductiva, 4) aislamiento por comportamiento y 5) aislamiento por endosimbiontes.

Aislamiento por divergencia del hábitat.

Si la separación de especies sintópicas y estrechamente relacionadas en diferentes hábitats se basa en diferencias biológicas y reduce el flujo génico entre esos taxones, esas especies son el resultado de procesos de aislamiento por hábitat (Coyne y Orr, 2004). Este aislamiento está basado en la incapacidad de una especie para usar el ambiente de otra, ya sea por diferencias en adecuación a distintos hábitats o por competencia. De esta manera se limita la

probabilidad de flujo génico entre individuos de poblaciones con preferencias por hábitats diferentes, lo cual inicia la división de linajes. Se espera que este mecanismo de especiación sea rápido en términos evolutivos, dada la ocurrencia de selección natural. Por esta razón, algunas aproximaciones experimentales se han utilizado en su estudio (e.g., Reznick *et al.*, 1997; Losos *et al.*, 1997).

Aislamiento por polinizadores.

En especies de plantas angiospermas el flujo génico entre poblaciones puede reducirse debido al uso de diferentes polinizadores. Estas interacciones pueden involucrar la polinización por insectos completamente distintos, diferentes frecuencias de polinización por parte del mismo grupo de insectos o el uso de diferentes partes del cuerpo de una misma especie de polinizador (Coyne y Orr, 2004). Un modo de especiación basada en dicho aislamiento puede detectarse si se encuentran especies de angiospermas estrechamente relacionadas que florecen al mismo tiempo, son polinizadas por animales y para las cuales pueden obtenerse experimentalmente híbridos que no se encuentran naturalmente.

La interacción ecológica entre las avispas (Hymenoptera, Agaonidae) y las plantas del género *Ficus* es un caso de mutualismo ampliamente estudiado. El fruto de *Ficus*, el higo, es una inflorescencia cerrada con varias flores unisexuales accesibles para las avispas a través de una estrecha abertura. Las hembras de las avispas son atraídas por la fragancia de las flores y se abren camino dentro del higo para poner sus huevos. Su descendencia se alimenta como larva y se reproduce como adulta dentro del higo, saliendo luego las hembras a buscar otros higos a los que polinizan. Bajo un modelo de mutualismo obligado como este, se espera la ocurrencia de especiación paralela entre las avispas y los *Ficus*. Las filogenias de varias especies de *Ficus* y de sus avispas polinizadoras (género *Ceratosolen*) coinciden notoriamente, indicando que tanto polinizadores como hospederos han coespeciado (Weiblen y Bush, 2002).

Otro ejemplo de este modelo de especiación es el de las plantas *Mimulus lewisii* y *M. cardinalis* (Schemske y Bradshaw, 1999; Ramsey *et al.*, 2003). *M. cardinalis* es casi completamente polinizada por colibríes y *M. lewisii* por abejas. Las visitas observadas a estas flores son casi que exclusivamente por parte de sus polinizadores y también hay algunos procesos mecánicos que impiden a polinizadores diferentes acceder al néctar. Adicionalmente, el porcentaje de híbridos que pueden generarse bajo condiciones experimentales (en invernadero) es muy bajo (1%). Las diferencias entre polinizadores están

relacionadas con diferencias en el color de las flores y el volumen de néctar; estas diferencias son importantes barreras al flujo génico y pudieron haber estado involucradas en la especiación de estas plantas.

Aislamiento por alocronía reproductiva.

Se refiere a los casos en que la aparición de periodos de reproducción en épocas distintas en diferentes poblaciones ha generado la separación de linajes. Esta diferencia temporal varía de acuerdo con el grupo implicado. En animales marinos con gametos de vida libre, como los corales, la diferencia puede ser de horas, en plantas con flor puede ser de días o semanas, mientras que algunos peces pueden reproducirse en años alternados (Coyne y Orr, 2004). La base biológica de este aislamiento temporal es diversa. Puede ser que los organismos respondan de manera diferente al mismo estímulo ambiental o que respondan a estímulos ambientales distintos, como el tiempo de floración que puede depender de la humedad del suelo. Aunque este modelo no se ha estudiado tan ampliamente como los demás, hay ejemplos en donde el aislamiento temporal aparece como un modo de especiación posible. Un ejemplo ampliamente citado es el de las cigarras del género *Magicicada* (Lloyd y Dybas, 1966a,b; Coyne y Orr, 2004; Cooley *et al.*, 2003); las ninfas se alimentan de los jugos radiculares de los árboles en los bosques del este de Estados Unidos y, una vez que maduran, la población entera emerge del suelo, se convierten en adultos, se reproducen y mueren, todo de manera sincrónica en un intervalo que abarca unas pocas semanas cada 13 o 17 años. Hay tres especies de cigarras diferenciables por aspectos morfológicos y de comportamiento (*M. septendecim*, *M. cassini* y *M. septendecula*) que tienen ciclos de vida de 17 años, y cada una tiene una especie hermana con un ciclo de vida de 13 años (*M. tredecim*, *M. tredecacassini* y *M. tredecula* respectivamente) con la que es casi idéntica. En los lugares donde las especies hermanas son simpátricas la emergencia ocurre exactamente cada 13 y 17 años, mientras que tal sincronía no se evidencia en lugares donde se encuentra solo una especie. Este cambio temporal en el ciclo de vida puede explicarse por la adición de cuatro años a un estadio larval de las especies con ciclos de 13 años. Dicho cambio, ocurrido en cada par de especies, fue posiblemente la causa de la especiación de estas cigarras que solo coinciden en su emergencia cada 221 años.

En el otro extremo de la separación temporal se encuentran las especies de corales del Caribe del género *Montastraea*, que difieren solo por unas horas en la liberación de gametos durante su temporada reproductiva (Knowlton *et al.*, 1997). *M. annularis* y *M. franksi* son especies de coral que dominan los

arrecifes en el oeste del Atlántico. Como muchas especies de coral, éstas participan en la liberación masiva de gametos (*mass spawnings*), que ocurre solo unas pocas noches de cada año. *M. franksi* produce sus gametos entre 1.5 y 2.5 horas después del anochecer, mientras que *M. annularis* lo hace entre 3.5 y 4.5 horas después del anochecer. Posiblemente el cambio en la luz al anochecer es la señal inmediata responsable de la liberación de los gametos (aunque puede haber otras causas implicadas). Este aislamiento temporal juega un rol importante en la separación de las dos especies que de otra manera parecen ser completamente compatibles. La diferencia de una o dos horas permite que los gametos de *M. franksi* se disuelvan en el océano, teniendo una concentración muy baja en el momento en que se liberan los gametos de *M. annularis*. Esta asincronía es una barrera que tal vez estuvo involucrada en separación inicial de las dos especies.

Aislamiento por comportamiento.

En la actualidad se reconoce ampliamente la importancia que puede tener la variación epigenética (e.g., el comportamiento) entre individuos de una especie en la evolución subsecuente de caracteres genéticos. Estos aspectos de comportamiento pueden afectar factores selectivos y demográficos que actúan a niveles más altos (que el de individuos) de la jerarquía biológica y teóricamente pueden ser importantes en la fijación de nuevas características en poblaciones que evolucionan en peripatría, y pueden promover la especiación en simpatría (Dall, 1997).

El aislamiento por comportamiento, que generalmente hace alusión a la selección de pareja o aislamiento sexual, implica la aparición de características que reducen la atracción, y por lo tanto la reproducción, entre individuos de especies diferentes (heteroespecíficos) durante el periodo de apareamiento. Este modelo está limitado obviamente a animales. Típicamente, un sexo (usualmente el masculino) tiene una señal que estimula una preferencia de los individuos del sexo opuesto de la misma especie, pero no a los individuos de otras especies. La presencia de este modelo puede sospecharse si existen dos especies relacionadas que viven en simpatría, que se reproducen al mismo tiempo y que pueden encontrarse entre sí en su medio, pero que rara vez o nunca hibridizan. La selección sexual puede explicar la evolución de los caracteres-señal y de la preferencia por estos.

El encuentro de pareja en la mayoría de especies de polillas involucra el uso de feromonas sexuales que actúan a larga distancia y que son emitidas por las hembras. Trabajos realizados con polillas del género *Ostrinia* han mostrado que cambios de diferente grado en la conformación de las feromonas ha llevado a

la separación de algunas razas simpátricas en Europa y, al parecer, de al menos una especie en Asia (e. g., Roelofs *et al.*, 2002). El aislamiento por comportamiento causado por feromonas de contacto se ha documentado en varios organismos (e.g., mariposas del género *Colias*, serpientes marinas del género *Laticauda* y varias especies de *Drosophila*; Coyne y Orr, 2004), lo cual indica la importancia que los sistemas químicos de comunicación pueden tener en la divergencia de un amplio grupo de linajes.

También se ha presentado un caso de especiación por diferencias de comportamiento en aves de hábitos de nidación parasitarios. En África existen dos familias de aves estrechamente relacionadas, una de ellas (Viduidae, el género *Vidua*) parasita los nidos de la otra (familia Estrildidae, principalmente el género *Lagonosticta*). Mediante análisis moleculares se mostró especiación simpátrica en las especies parasitarias que pudo haber ocurrido por un cambio en la elección de las especies a ser parasitadas por las especies parásitas, es decir, una hembra *Vidua* habría seleccionado una especie distinta de *Lagonosticta*. Sus descendientes habrían aprendido el canto de sus padres adoptivos, con lo que iniciaría la divergencia y finalmente la especiación, con distintas especies de *Vidua* parasitarias especialistas de un mismo número de especies de *Lagonosticta*, todas ellas habitando en simpatria (Sorenson *et al.*, 2003).

Un caso interesante en aves es el documentado de los ya famosos pinzones de Darwin que habitan las islas Galápagos. Es reconocida la variación en el tamaño y en cierta medida la forma de los picos de estas aves como adaptaciones a diferentes tipos de alimentación; además, las modificaciones en los picos han generado cambios en los cantos de las especies (Podós y Nowicki 2004). Estos cantos tienen una gran importancia en el proceso de identificación de pareja previo a la cópula. En varios animales, incluyendo estos pinzones, la barrera principal en el flujo génico entre poblaciones diferenciadas son barreras pre-apareamiento (precigóticas). Por tal razón, la relación entre la función mecánica del pico y el desarrollo del canto puede contribuir a la divergencia en los parámetros de este último, y a la larga promover la especiación. En un caso como este la acción de selección natural sobre una estructura generó un cambio secundario en un carácter de comportamiento como el canto, que puede estar implicado en la divergencia de poblaciones y la posible especiación.

Aislamiento por endosimbiontes.

Entre los simbiosis descritos para los eucariotas más prevalentes y ampliamente distribuidos se encuentra la bacteria *Wolbachia*, que es

transmitida maternalmente. Esta bacteria intracelular tiene un medido número de hospederos entre los artrópodos. El gran éxito de este simbiote se debe en gran parte a que manipula la reproducción de sus hospederos (por ejemplo a través de incompatibilidad citoplasmática o feminización), favoreciendo su dispersión por las poblaciones (Russell *et al.*, 2009). *Wolbachia* tiene varios efectos en la reproducción, pero el más importante desde el punto de vista de la especiación es que las hembras infectadas pueden producir prole con cualquier tipo de macho, infectado o no, pero las hembras no infectadas solo pueden reproducirse con machos no infectados (Coyne y Orr 2004). La infertilidad entre hembras no infectadas y machos infectados se debe a un fenómeno denominado incompatibilidad citoplasmática. Esta característica de la infección de *Wolbachia* en insectos promueve la aparición de distintos linajes. Sin embargo, aunque la importancia de *Wolbachia* en la especiación puede ser potencialmente muy marcada, está lejos de ser común. En algunos casos la infertilidad es reversible mediante el uso de antibióticos, situación que lleva a recuperar la fertilidad entre especies hermanas.

Un caso particular: la poliploidía

En este capítulo se considera a la poliploidía como un caso de especiación particular sólo asignable al revisar el grado de separación geográfica involucrado en el origen de la diversificación de las especies resultantes. La poliploidía es la duplicación de juegos completos de cromosomas y puede ser o no un proceso complementario con la hibridación. También es un fenómeno común en plantas; se estima que entre el 30 y 80% de las plantas son poliploides (Grant, 1963; Stebbins, 1985; Goldblatt, 1980). Este fenómeno es más frecuente en algunos grupos como las Pteridofitas, en donde se cree que alrededor del 95 % son poliploides; por ejemplo, *Ophioglossum reticulatum* (un helecho conocido como lengua de víbora) tiene 1,440 cromosomas en su número diploide, con una ploidía de 96 (96x), mientras que *Sedum suaveolens* (una angiosperma crasa) alcanza un número cromosómico diploide de 640 y su ploidía es de 80 (80x). De esta manera la poliploidía es un factor prominente de evolución en plantas y podría representar la forma más común de la especiación simpátrica (Wendel y Doyle, 2005).

La poliploidía en plantas puede originarse a través de dos vías; la autopoliploidía y la alopoliploidía. La autopoliploidía es la multiplicación del mismo juego de cromosomas, la alopoliploidía es la multiplicación de juegos de cromosomas que provienen de diferentes taxones, es decir que después de la hibridación sigue el proceso de duplicación de cromosomas. Los poliploides proveen de material genético redundante que puede ser libre de mutar en

genes nuevos y adaptados; además almacenan variación genética adicional en sus cromosomas homeólogos, en donde pueden actuar las fuerzas de selección. Los poliploides tienen una heterocigosis y diversidad alélica superior con respecto a sus progenitores diploides.

La especiación por poliploidía se refiere al origen de una nueva especie por el incremento en el número de juegos de cromosomas. Este incremento puede producir aislamiento instantáneo del nuevo taxón con respecto a los linajes que le dieron origen. Por ejemplo, un individuo tetraploide (4x) que ha surgido de ancestros diploides (2x) puede dar origen a todo un linaje tetraploide mediante reproducción asexual (produciendo más individuos tetraploides), o bien puede formar gametos diploides (2x) para reproducirse sexualmente. Las especies poliploides pueden formarse por la duplicación de los cromosomas de una especie diploide (autopoliploidía) o por la fusión de dos o más genomas diploides como resultado de hibridización interespecífica. Este último caso muestra que el proceso de especiación no culmina necesariamente con la división de linajes, sino que a veces el número de especies se incrementa por mezcla de linajes (i. e. especiación reticulada).

Un caso muy probable de especiación por poliploidía en animales es el que se presenta en un complejo de ranas arborícolas del género *Hyla* en el este de los Estados Unidos. Este complejo incluye una especie diploide (*H. chrysoscelis*, $2N=24$) y una especie tetraploide (*H. versicolor*, $4N=48$). Las dos especies tienen distribuciones alopátricas, pero en algunos lugares se encuentran en simpatria. Las dos especies se reproducen sexualmente y están separadas entre sí por mecanismos de aislamiento preapareamiento (cantos diferentes) y postapareamiento (los híbridos triploides son estériles). Las diferencias en los cantos se relacionan parcialmente con diferencias en el tamaño celular de las dos especies, lo cual es probablemente consecuencia directa del nivel de ploidía (Keller y Gerhart 2001). Un caso semejante se ha reportado en Sudamérica en las ranas del género *Odontophrynus* (Martino y Sinsch, 2002).

Un elemento sobre el que vale llamar la atención de este modelo de especiación (y en parte del siguiente) es la posibilidad de que la “misma especie” se origine independientemente en más de una ocasión. Es muy posible que los organismos poliploides surjan más de una vez y, dado que sus gametos pueden ser compatibles entre sí, harían parte de una misma población o especie con varios orígenes pero que mantiene su cohesión del mismo modo que otras especies. Un caso de estos demuestra una vez más las dificultades que se presentan para entender la naturaleza de las especies y obliga a los biólogos a multiplicar y a ampliar las ideas en torno a esta interesante cuestión.

Especiación híbrida homoploide, especiación reticulada o especiación por recombinación

Otra forma en que se pueden originar especies ocurre por hibridación de taxones a través del modelo de especiación híbrida homoploide. Esto implica la formación de linajes híbridos sin un cambio en el número de cromosomas (Mavárez y Linares 2008) y puede ocurrir geográficamente, en simpatría o parapatría. Esta especiación es más difícil de detectar que la originada por poliploidía y la evidencia de este mecanismo se basa en información molecular (e.g. discordancia genealógica, en la cual diferentes marcadores moleculares sugieren diferentes relaciones de ancestría); además, muchas veces los taxones híbridos resultan ser intermedios morfológicamente con respecto a los taxones parentales, o pueden formar mosaicos complejos de mezcla de caracteres provenientes de ambos progenitores. Los cromosomas de los taxones paternos sufren recombinación en el híbrido, formando así arreglos nuevos que en cierta medida disminuyen la posibilidad de cruzamiento entre el híbrido y las especies parentales. Otras barreras al flujo génico entre el taxón híbrido y sus padres se originan mediante mecanismos de aislamiento ecológicos como los referidos en secciones anteriores, ya que cuando los híbridos logran establecerse, generalmente lo hacen en ambientes intermedios o con disturbio, en donde tendrán ventajas respecto a los taxones que los originaron y no competirán con ellos.

Un pilar importante de la evolución es la variación genética; Stebbins (1967) menciona que se necesita un alto grado de variación para que haya avances evolutivos. Las mutaciones, la recombinación genética y el flujo de genes son las bases de tal variación; estos aspectos se pueden maximizar cuando se presenta hibridación y poliploidía (como eventos ligados o independientes) entre los taxa. La hibridación en plantas es un fenómeno natural y muy importante en su evolución, también conocido como evolución reticulada o reticulación. Arnold (1997) definió a la hibridación como la cruce entre individuos de dos poblaciones, o grupos de poblaciones, los cuales se pueden distinguir por uno o más caracteres heredados. La hibridación se puede presentar cuando los progenitores presentan una distribución simpátrica. Se reconoce que la hibridación en plantas ha tenido un papel muy importante en la historia filogenética de este grupo. Judd *et al.*, (2008) han estimado que existen alrededor de 70,000 taxones de origen natural híbrido en plantas.

En muchos grupos los híbridos pueden reconocerse fenotípicamente por la presencia de características intermedias respecto a la de los padres. Sin embargo, es necesario tener cuidado, ya que el mismo patrón puede observarse por divergencia de dos especies derivadas respecto a una paterna,

tal como sucede en la especiación parapátrida.

De acuerdo con Judd *et al.*, (2008), la hibridación tiene tres consecuencias principales: 1) mantiene la diversidad al reforzar los mecanismos de aislamiento reproductivo, 2) destruye la diversidad al propiciar la fusión de dos especies a través del flujo génico, resultando en una inversión de la divergencia evolutiva y 3) crea diversidad con tres variantes:

- Cuando los híbridos esporádicos y fértiles presentan introgresión hacia una de las especies parentales, se permite la donación de material genético desde una especie donante a una especie receptora, lo que conduce a que la especie receptora incremente su diversidad genética y que, después de varias generaciones, los genes donados puedan ser fijados en la especie receptora.
- La creación de la diversidad también está involucrada en la formación del singameon (Hardin, 1975; Grant, 1989). En un singameón se presentan varias especies ligadas por la formación de híbridos, los cuales pueden ser o no fértiles; en caso de serlos se pueden reproducir por autofecundación, cruzamiento entre hermanos o retrocruza (introgresión o cruzamiento con los progenitores); estos dos últimos casos originan la formación de una serie de especies, semiespecies (poblaciones en etapa de divergencia) o multiespecies (según Van Valen, 1976), “un juego de especies simpátricas que intercambian genes en la naturaleza”. De acuerdo con Hardin (1975) y con Grant (1989), el comportamiento de un singameon es similar al de una especie biológica (una entidad con intercambio genético y aislada reproductivamente) pero con una estructura interna más compleja, cuyos componentes son tratados correctamente (según el concepto taxonómico) como especies. El alto grado de diversidad que presentan algunos taxa vegetales, como *Quercus*, *Gilia*, *Compositae*, y algunas monocotiledóneas y helechos, puede deberse en parte a la plasticidad fenotípica y fisiológica que los individuos podrían haber adquirido al pertenecer a un singameón.
- En el origen de la diversidad por hibridación también está el surgimiento de nuevas especies, en donde los híbridos pueden funcionar como poblaciones fundadoras para el surgimiento de nuevas especies. El establecimiento de una nueva especie de origen híbrido dependerá a su vez de la presencia de un nicho intermedio disponible (respecto al de los padres) y de la estabilización de su reproducción, la cual puede ocurrir a través de propagación

vegetativa o de reproducción sexual.

Grant (1989) introdujo el término de microespecies para referirse a las plantas que tienen reproducción vegetativa o asexual, las cuales se consideran como resultado de hibridación, y sólo presentan reproducción uniparental debido a la alteración de genes por combinación interespecífica. De Queiroz (1998) niega que las especies asexuales formen linajes, ya que solo son clones. Para algunos evolucionistas estos grupos no conforman especies, y algunos taxónomos le confieren a estos grupos la categoría de variedades. La agamosperma y apomixis (i.e., producción de semillas sin la intervención de gametos o sin la presencia de fecundación) comúnmente observada en varias angiospermas, así como las especies crípticas (i.e., taxa reproductivamente aislados sin divergencia fenotípica aparente) podrían estar incluidos bajo este esquema y son llamados también microespecies.

La reproducción sexual en híbridos puede provocar problemas, ya que la presencia de juegos de cromosomas diferentes que provienen de dos linajes reduce la fertilidad en los híbridos F1 al no llevar a cabo adecuadamente el apareamiento de cromosomas durante la meiosis. Para explicar cómo puede superarse este problema, Buerkle *et al.*, (2000) y Rieseberg (1995) propusieron un modelo en el cual señalan que si se presenta introgresión o reproducción entre hermanos híbridos (F1), se puede producir un porcentaje bajo pero efectivo de algunas combinaciones novedosas que podrían producir arreglos balanceados en los cromosomas de la siguiente generación, lo que restaurará la fertilidad y se podrán producir individuos viables; dicha recombinación funcionará a su vez como una barrera o un mecanismo de aislamiento reproductivo con respecto a los progenitores de los híbridos, conduciendo a la especiación de homoploides como en el género *Helianthus* (Compositae), en donde se ha comprobado este modelo.

Otro aspecto que puede contribuir para que el proceso meiótico en híbridos se realice adecuadamente es la duplicación del número cromosómico; de esta forma los cromosomas tendrán un bivalente, producto de su duplicación, para aparearse, originándose así especies poliploides. Las especies de vegetales surgidas a través de la hibridación artificial son llamadas especies biosistemáticas (Grant, 1989).

Un ejemplo de este modelo de especiación en mariposas es el estudiado para tres especies del género *Heliconius* (Mavárez y Linares, 2008). En este caso, la especie *H. heurippa* presenta una morfología y genoma híbrido con respecto a dos especies de amplia distribución en Centroamérica y Sudamérica, *H. melpomene* y *H. cydno*. Adicionalmente, cruzamientos

experimentales permitieron obtener híbridos entre estas dos últimas especies, muy semejantes a los individuos silvestres de *H. heurippa*. Al parecer, en estas mariposas el patrón de coloración es muy importante en el reconocimiento de coespecíficos y el mantenimiento de la cohesión de cada especie, lo cual es evidente tanto en las especies parentales como en la posible especie híbrida.

Agradecimientos

Agradecemos a los editores la invitación a participar, así como los comentarios al manuscrito de un revisor anónimo. Agradecemos el apoyo de PAPIIT (IN-216408 y 217212), CONACyT (152060) y SEMARNAT-CONACyT (C01-0265) que nos ha permitido realizar estudios de evolución de la biota de México, inspiradores de este capítulo. El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) también otorgó una beca de estudios de Doctorado a EAC en el Posgrado en Ciencias Biológicas y una beca postdoctoral a LASG en el Biodiversity Institute, University of Kansas.

21 *Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México .*

Referencias

- Aleixo, A. 2002. Molecular systematic and the role of the “várzea”-“Terra firme” ecotone in the diversification of *Xiphorhynchus* woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). *Auk* 119: 621-640.
- Anderson, R.P. y Handley Jr., C.O. 2001. A new species of three-toed sloth (Mammalia: Xenarthra) from Panamá, with a review of the genus *Bradypus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 114: 1-33.
- Anderson, R.P. y Handley Jr., C.O. 2002. Dwarfism in insular sloths: Biogeography, selection, and evolutionary rate. *Evolution* 56: 1045-1058.
- Arbeláez-Cortés, E, Navarro-Sigüenza, A.G. y García-Moreno, J. (2012) Phylogeny of woodcreepers of the genus *Lepidocolaptes* (Aves, Furnariidae), a widespread Neotropical taxon. *Zoologica Scripta* 41: 363–373.
- Arnold, M.L. 1997. *Natural hybridization and evolution*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford, UK.
- Brooks, D.R. y Wiley, E.O. 1988. *Evolution as entropy: Toward a unified theory of Biology*. Second Ed., University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Buerkle, C.A., Morris R.J., Asmussen, M.A. y Rieseberg, L.H. 2000. The likelihood of homoploid hybrid speciation, *Heredity* 84: 441-451.
- Bull, C.M. 1991. Ecology of parapatric distributions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 19-36.
- Colinvaux, P. 1997. Amazonian diversity in light of the paleoecological record. *Quaternary Research* 34: 330-345.
- Colinvaux P.A., Oliveira, P.E.D. y Bush, M.B. (2000) Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews* 19:141-149.
- Cooley, J.R., Simon, C. y Marshall, D.C. 2003. Temporal separation and speciation in periodical cicadas. *BioScience* 53: 151-157.
- Coyne, J.A. y Orr, H.A. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, USA. p. 545.
- Dall, S.R. X. 1997. Behaviour and speciation. *Trends In Ecology and Evolution* 12: 209-210.
- De Queiroz, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. Pp. 57-75 (Chapter 5) in *Endless Forms: Species and Speciation*, Howard, D.J. and Berlocher, S.H. (eds.). Oxford University Press, Oxford, England.
- Erwin, T. R. 1991. How many species are there? *Conservation Biology* 5:330-333.
- Gavrilets, S., Li, H. y Vose, M.D. 2000. Patterns of parapatric speciation.

- Evolution* 54: 1126-1134.
- Goldblatt, P. 1980. Polyploidy in angiosperms: dicotyledons. In: Lewis, W. H. (ed.). *Polyploidy: biological relevance*. Plenum press. New York. pp. 45-60.
- Grant, V. 1963. The origin of adaptations. Columbia University Press, New York.
- Grant, P. R. y Grant, B. R. 1989. *Sympatric speciation and Darwin's finches*. In *Speciation and Its Consequences*, ed. Otte, D., y Endler, J. A. pp. 433-57. Sunderland, MA: Sinauer
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Haffer, J. (2008) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology* 68: 917-947
- Hardin, J.W. 1975. Patterns of variation in foliar trichomes in Eastern North American *Quercus*. *American Journal of Botany* 66: 576-585.
- Irwin, D.E., Bensch, S. y Price, T.D. 2001. Speciation in a ring. *Nature* 409: 333-337.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, A. P., Stevens, F. y Donoghue, M.J. 2008. *Plant systematic: a phylogenetic approach*. 3rd Ed., Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Keller, M.J. y Gerhardt, H.C. 2001. Poliploidy alters advertisement call structure in gray treefrogs. *Proceedings of the Royal Society of London. B*. 268: 341-345.
- Knowlton, N. y Weigt, L.A. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 265: 2257-2263.
- Knowlton, N., Weigt, L.A., Solórzano, L.A., Mills, D.K. y Bermingham, E. 1993. Divergence in proteins, mitochondrial DNA, and reproductive compatibility across the Isthmus of Panama. *Science* 260: 1629-1632.
- Knowlton, N., Maté, J.L., Guzmán, H.M., Rowan, R. y Jara, J. 1997. Direct evidence for reproductive isolation among the three species of the *Montastraea annularis* complex in Central America (Panamá and Honduras). *Marine Biology* 127: 705-711.
- Lloyd, M. y Dybas, H.S. 1966a. The periodical cicada problem II. Evolution. *Evolution* 20: 466-505.
- Lloyd, M. y Dybas, H.S. 1966b. The periodical cicada problem I. Population Ecology. *Evolution* 20: 133-149.
- Losos, J.B., Warheit, K.B. y Schoener, T.W. 1997. Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards. *Nature* 387: 70-73.
- Martino, A.L. y Sinsch, U. 2002. Speciation by polyploidy in *Odontophrynus americanus*. *Journal of the Zoological Society of London* 257: 61-87.
- Mavárez, J. y Linares, M. 2008. Homoploidy hybrid speciation. *Molecular Ecology* 17: 4181-4185.

- May, R.M. 1988. How many species are there on Earth? *Science* 241: 1441–1449.
- May, R.M., Lawton, J.H. y Store, N.E. 1995. Assessing extinction rates. In: Lawton, J.H. y May, R.M. (eds.). *Extinction rates*. Oxford University Press. Nueva York. pp. 1-24.
- Mendelson, T.C. y Shaw, K.L. 2005. Rapid speciation in an arthropod. *Nature* 433: 375-376.
- Mora C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G.B. y Worm, B. 2011. How many species are there on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol* 9: e1001127.
- Morrone, J.J. 2013. *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Paulay, G. 1985. Adaptive radiation on an isolated oceanic island: the Cryptorhynchinae (Curculionidae) of Rapa revisited. *Biological Journal of the Linnean Society* 26: 95-187.
- Podos, J. y Nowicki, S. 2004. Beaks, adaptation, and vocal evolution in Darwin's Finches. *BioScience* 54: 501-510.
- Ramsey, J., Bradshaw Jr, H.D. y Schemske, D.W. 2003. Components of reproductive isolation between the monkeyflowers *Mimulus lewisii* and *M. cardinalis* (Phrymaceae). *Evolution* 57: 1520-1534.
- Reznick, D.N., Shaw, F.H., Rodd, F.H. y Shawl, R.G. 1997. Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). *Science* 275: 1934–1937.
- Rieseberg, L.H. 1995. The role of hybridization in evolution. *American Journal of Botany* 82: 944-953.
- Roelofs, W.L., Liu, W., Hao, G., Jiao, H., Rooney, A.P. y Linn Jr, C.E. 2002. Evolution of moth sex pheromones via ancestral genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 13621-13626.
- Rull V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology* 17: 2722-2729.
- Russell, J.A., Goldman-Huertas, B., Moreau, C.S., Baldo, L., Stahlhut, J.K., Werren, J.H. y Pierce, N.E. 2009. Specialization and geographic isolation among *Wolbachia* symbionts from ants and lycaenid butterflies. *Evolution* 63: 624-640.
- Sato, A., O'hUigin, C., Figueroa, F., Grant, P., Grant, R.B., Tichy, H. y Klein, J. 1999. Phylogeny of Darwin's finches as revealed by mtDNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 5101-5106.
- Scheffers B.R., Joppa L.N., Pimm S.L. y Laurance, W.F. 2012. What we know and don't know about Earth's missing biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 501-510.
- Schemske, D.W. y Bradshaw Jr, H.D. 1999. Pollinator preference and the

- evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 11910-11915.
- Shaw, K.L. 2002. Conflict between nuclear and mitochondrial DNA phylogenies of a recent species radiation: What mtDNA reveals and conceals about modes of speciation in Hawaiian crickets. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:16122-16127.
- Sorenson, M.D., Sefc, K.M. y Payne, R.B. 2003. Speciation by host switch in brood parasitic indigobirds. *Nature* 424: 928-931.
- Stebbins, G.L. 1967. Adaptive radiation and trends of evolution in higher plants. In: Dobzhansky, T., Hecht, M.K. y Steere, W.C. (eds.) *Evolutionary biology* vol.1. North-Holland Publ. Col.: Amsterdam pp. 101-42.
- Stebbins, G.L. 1985. Polyploidy, hybridization, and the invasión of new hábitats. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 72: 824-832.
- Ueshima, R. y Asami, T. 2003. Single-gene speciation by left-right reversal. *Nature* 425: 679.
- Van Valen, L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*. 25(2/3): 233-239.
- Weehler, Q.I. y Meier, R. 2000. *Species concepts and phylogenetic theory*. Columbia University Press, New York.
- Weiblen, G.D. y Bush, G.L. 2002. Speciation in Figurapollinators and parasites. *Molecular Ecology* 11: 1573-1578.
- Wendel, J. y Doyle, J. 2005. Polyploidy and evolution of plants. In Henry, R.J. (ed.) *Plant diversity and Evolution: Genotypic and phenotypic variation in higher plants*. CAB International Southern Cross University, Australia. pp. 45-60.
- White, M.J.D. 1978. *Modes of speciation*. Freeman and Co. San Francisco, USA.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley Interscience, New York, USA. p. 439.

LAS ESCUELAS DE CLASIFICACIÓN BIOLÓGICA Y SUS VÍNCULOS CON LA HISTORIA EVOLUTIVA

Layla Michán y Jorge Llorente²²

Según Wiley (1981) la taxonomía comprende la descripción, la nomenclatura, la clasificación, la teoría y la historia de la clasificación se incluyendo sus bases, principios, procedimientos y reglas (Simpson, 1961). La sistemática es el estudio de la diversidad de las relaciones entre los organismos en el nivel de población o en un nivel superior. Sin embargo, en este capítulo usaremos taxonomía y sistemática indistintamente.

Los tres tópicos fundamentales de la sistemática son el reconocimiento de especies, la especiación, la filogenia o historia evolutiva y la clasificación (Llorente, 1986). Agrupar y nombrar a los organismos es una tarea que ha ocupado al hombre desde tiempos remotos, las clasificaciones de los seres vivos podían percibirse con un enfoque pragmático, de acuerdo con las necesidades y cosmogonías; eran indispensables para la comunicación y la realización de actividades utilitarias como la alimentación, la caza, la agricultura, la ganadería y la medicina, aunque tales clasificaciones son susceptibles de percibirse con un enfoque cognoscitivo (Berlín, 1992; Atran y Medin, 2008).

La clasificación puede considerarse una de las tareas fundamentales de la ciencia, ya que es necesario ofrecer los objetos, procesos y fenómenos de un modo ordenado para poder descubrir las relaciones, principios y leyes que los regulan; además, en esta tarea se refleja el carácter cambiante y progresista de la biología, pues se buscan y examinan nuevos caracteres y especies, así como sus relaciones genealógicas y, desde luego, su evolución (Llorente, 1990).

La clasificación consiste en ordenar un conjunto de objetos de acuerdo con un criterio, principio o ley determinados, con el fin de delimitar y sistematizar en clases las entidades o cosas conceptualizadas; es una acción propia del hombre, dado que los objetos no están ordenados por sí mismos. Toda clasificación podría considerarse artificial, ya que el hombre, como resultado de su capacidad de razonar e interpretar el mundo que le rodea, es el que

reconoce un orden en las entidades según sus ideas, necesidades y criterios. La definición, la finalidad y los criterios aplicados para establecer una clasificación biológica han cambiado a través del tiempo, esta práctica consistió primero en un método simple para ordenar, que a finales del siglo XX se convirtió en sistemas de hipótesis acerca de los patrones de evolución. Hay muchas clasificaciones necesarias y posibles, pero la más básica es la que refleja la genealogía de los organismos.

En este capítulo se presenta una síntesis de los personajes, las ideas más relevantes en la historia de la taxonomía biológica hasta el siglo XIX (cuadro 1) y un estudio comparativo entre las tres escuelas contemporáneas de clasificación biológica utilizadas desde mediados del siglo XX: evolucionista, cladista y fenética, reconociendo que en algunos aspectos metodológicos o técnicos no son completamente excluyentes.

En el cuadro 1 se presenta el resumen indicado, desde los griegos en la antigüedad hasta las tres primeras décadas del siglo XIX, cuando el predominio de las ideas fundamentales para la taxonomía estaba en Francia.

Cuadro 1. Ideas taxonómicas en la historia. Detalles se pueden consultar en <i>Historia de la Biología Comparada y Principia Taxonómica</i> de Papavero y Llorente (2007, 2008).		
Autor	Descripción	Obras principales
Éuritos de Taranto (475 a. C.)	Aplicó las ideas pitagóricas en la clasificación de los seres vivos: intentó asignar un número a cada especie.	
Platón (428 a. C.)	Estableció el principio metodológico de la dicotomía (división lógica); mostró que cuando se suman las diferencias se obtiene la definición de especie, que variaba de acuerdo con las selecciones que se hacían <i>a priori</i> . Su objetivo principal fue descubrir esencias que definan a las entidades. Sus clasificaciones se constituían de un <i>genos</i> y se generaban <i>eidos</i> con el uso de los pares de las diferencias contrarias (nunca ausentes); la elección de las diferencias y el orden utilizado eran arbitrarios. Reconoció a los animales en una cadena que iba de los menos a los más perfectos.	<i>Diálogos</i>

Cuadro 1. Ideas taxonómicas en la historia. Detalles se pueden consultar en *Historia de la Biología Comparada y Principia Taxonómica* de Papavero y Llorente (2007, 2008).

Autor	Descripción	Obras principales
Aristóteles (384 a. C.)	<p>Fue el primero en sugerir una clasificación biológica lógica y racional. Para hacer clasificaciones usó los grados de diferencia, el principio del "más o menos", y la analogía.</p> <p>Utilizó el concepto de especie lógico y biológico, admitió que eran fijas y no estaban relacionadas.</p> <p>Presentó una disposición lógica de los animales y los presentó de los más a los menos perfectos. Concibió una 'escala natural' como sistema totalmente ordenado, desde los seres inanimados al más perfecto de los seres animados, en el que hay una complicación gradual de la forma, desde la más sencilla hasta la más compleja.</p> <p>Percibió la clasificación jerárquica de los animales y formó dicotomías con base en los caracteres observados (<i>Enaima</i> y <i>Anaima</i>); estas clases las subdividió en géneros (por el parecido o comunidad de caracteres) y especies (por las diferencias).</p> <p>Expresó la necesidad de estudiar los caracteres o las partes (causas) y buscó la correlación entre las diferencias de esas partes y construyó su concepción utilizando la <i>dicotomía de un genos</i> en dos <i>eidos</i>.</p>	<i>Historia de los animales</i>
Espéusipo (408 -339 a.C)	<p>Fue el primero en adoptar las politomías y abandonó las dicotomías; reclasificó a los <i>Anaima</i>, clasificó a los nombres en tautónimos (homónimos y sinónimos) y heterónimos (heterónimos, poliónimos y parónimos).</p>	<i>Diálogos sobre las semejanzas de las ciencias, divisiones e hipótesis relativas a las semejanzas y ejemplos de géneros y especies.</i>
Hsun Tzu (310 -230 a. C.)	<p>Hizo comentarios importantes sobre las bases de la nomenclatura, el principio de individuación y la clasificación de los nombres considerando el espacio y la semejanza.</p>	

Cuadro 1. Ideas taxonómicas en la historia. Detalles se pueden consultar en *Historia de la Biología Comparada y Principia Taxonómica* de Papavero y Llorente (2007, 2008).

Autor	Descripción	Obras principales
Porfirio (232-305)	<p>Explicó que género y especie eran términos relacionados y que no se podía definir uno sin el otro.</p> <p>Para ilustrar el procedimiento de determinación de las especies los medievales utilizaron una representación gráfica, el 'Árbol de Porfirio', basada en las ideas de Platón, que propone una jerarquía racional, aunque no necesariamente natural; éste fue el antecedente de todas las claves dicotómicas.</p> <p>Designó al género con una sola palabra y a la especie con dos, como el sistema binomial de la nomenclatura biológica usado desde Linnaeus.</p> <p>Las especies y los géneros tenían un origen dudoso, pues no era claro si subsistían o solo eran pensamientos. Usó el concepto extensional de género y utilizó la presencia y ausencia de un mismo carácter para el reconocimiento de grupos.</p>	<i>Isagoge</i>
Andrea Cesalpino (1583)	<p>Aplicó de un modo correcto el método aristotélico en los vegetales, realizó el arreglo sistemático de las plantas por observación y experimentación; las dividió en cuatro grupos y trató de probar su ausencia de sexualidad. Fue tomado como base por Linnaeus y Ray. Con él terminó la botánica utilitaria (<i>agros</i>) y se inició la botánica teórica, al objetar la clasificación con base en la utilidad. Definió a la especie y entendió la dualidad del significado de este concepto.</p>	<i>De Plantis Libri XVI</i>
Antoine Arnault y Pierre Nicole (1662)	<p>Expusieron la distinción entre intensión y extensión, la ausencia de caracteres para la formación de clases, su explicación de los universales (género, especie, diferencia, propio y accidente) y los aspectos sobre la división, la definición y la descripción; todas estas ideas fueron fundamentales en el desarrollo histórico del pensamiento taxonómico.</p>	<i>Logique de Port Royal</i>
John Ray (1628-1705)	<p>Enumeró los accidentes (variaciones de tamaño, color, forma, sabor y número de hojas) y explicó que las diferencias de este tipo no se debían tomar en cuenta para separar a las especies. Afirmó que la perpetuación de los caracteres esenciales a través de la reproducción era el mejor criterio correcto para distinguir las especies.</p>	<p><i>A discourse on the specific differences of plants</i> (1674)</p> <p><i>Historia Plantarum</i></p>

Cuadro 1. Ideas taxonómicas en la historia. Detalles se pueden consultar en *Historia de la Biología Comparada y Principia Taxonómica* de Papavero y Llorente (2007, 2008).

Autor	Descripción	Obras principales
Joseph Pitton de Tournefort (1656-1708)	Realizó un estudio minucioso de las flores para basar en ellas su sistema de clasificación. Dividió las plantas en dos clases: hierbas y subarbustos, y árboles y arbustos.	<i>Éléments de Botanique ou Méthode pour connaître les Plantes</i> (1694)
Karl von Linné (1707-1778)	Sentó las bases de la sistemática actual, utilizó el modelo de clasificación aristotélico y aplicó la extensión del principio de Leibniz aplicado a las especies: dos especies son distintas si son no-comparables desde el punto de vista intencional. Utilizó los principios de la Lógica de Port Royal, definió al <i>nomen legitimum</i> como a una especie que no tenía un carácter esencial sino un conjunto de atributos y el <i>nomen essenziale</i> , de tal forma que toda especie tenía una definición y usó la ausencia de caracteres para definir grupos. Estableció la nomenclatura binomial y sistematizó los grupos principales de individuos en la jerarquía de cinco grupos principales (clase, orden, género, especie y variedad), entre otras cosas más.	<i>Systema Naturae</i> (1758)
George Louis Leclerc, Conde de Buffon (1707-1788)	Estableció que una clasificación basada en caracteres esenciales no representaba el orden de la naturaleza, sino que era un sistema arbitrario impuesto por la mente, pues no era correcto suponer que una jerarquía de conceptos abstractos podían aplicarse a un mundo que contenía solo individuos concretos.	<i>Histoire naturelle, générale et particulière</i> (1749–1788)

Cuadro 1. Ideas taxonómicas en la historia. Detalles se pueden consultar en *Historia de la Biología Comparada y Principia Taxonómica* de Papavero y Llorente (2007, 2008).

Autor	Descripción	Obras principales
George Louis Leclerc, Conde de Buffon (1707-1788)	<p>Estableció cuatro reglas para clasificar a los organismos y propuso que la única manera natural de clasificar a los animales era en cuanto a sus relaciones con los hombres.</p> <p>Consideró que una especie es cualquier conjunto de organismos o de partes de ellos que tuvieran la misma intención en todos sus elementos. Realizó un mapa de afinidades de las razas de los perros, similar a un árbol genealógico, cuya novedad estaba en lo geográfico y en lo genealógico. Tuvo influencias de Locke y Leibniz.</p> <p>Buffon criticó los sistemas de clasificación basados en las características externas; era realista y consideraba que someter a las especies a un conjunto racional de categorías era una abstracción artificiosa de la mente humana; enfatizaba que el sistema de Linnaeus era abstracto, artificial y que procedía de la mente, no de la naturaleza.</p>	
Jean Baptiste Lamarck (1744-1829)	<p>Propuso un transformismo <i>sui generis</i> y admitió la existencia de fuerzas internas que producían cambios evolutivos que hacían que los taxones siguieran la <i>scala naturae</i>. Clasificó a los animales y realizó el primer árbol de relaciones de ancestría-descendencia.</p>	<i>Philosophie zoologique</i> (1809)
Michel Adanson (1727-1806)	<p>Consideró las combinaciones de todos los estados de caracteres, se propuso hacer un sistema deductivo incluyendo todas las especies de plantas, con todos sus caracteres.</p>	<i>Familles des Plantes</i> (1763-1764)
Georges Cuvier (1769-1832)	<p>Propuso el principio de correlación de las partes. Estableció cuatro tipos fundamentales de organismos (vertebrados, moluscos, articulados y radiados) a partir de los cuales se pudieron haber compuesto todos los animales; con esto puso fin a la idea de <i>scala naturae</i>. No admitió la producción de especies incapaces de sobrevivir, ni los cambios en las condiciones de su existencia. Admitió la extinción de las especies.</p>	<p><i>Le Règne Animal...</i> 1817.</p> <p><i>Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux</i> (1797-1798)</p>

Cuadro 1. Ideas taxonómicas en la historia. Detalles se pueden consultar en *Historia de la Biología Comparada y Principia Taxonómica* de Papavero y Llorente (2007, 2008).

Autor	Descripción	Obras principales
Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844)	Estableció la analogía entre los órganos y las partes de los animales, propuso el 'principio de las conexiones', que se aplicó para establecer correspondencia entre los órganos, basada en el enfoque de las relaciones y las dependencias de las partes. Esto lo aplicó a la comparación de esqueletos entre los peces y los demás vertebrados. La ley de comparación, enunciada por él en 1807, dice que existe un animal modificado por la variación recíproca inversa de todas o algunas de sus partes, por lo que para cada uno de sus órganos solo hay disponibilidad de una cantidad dada de materiales formativos. Estableció analogías entre distintos grupos de animales (llamado 'plan de construcción de los animales'). Fue un morfológico que describió, clasificó, generalizó y no se preocupó mucho por las causas, sino por buscar la unidad de la diversidad orgánica.	<i>Philosophie anatomique</i> (1818)

Alrededor de 1940 aparecieron tres obras relevantes para la sistemática, que sentaron las bases de la Nueva Sistemática y de la Síntesis Moderna de la Evolución: *The new systematics* (Huxley, 1940), *Systematics and the origin of species* (Mayr, 1942) y *Tempo and mode in evolution* (Simpson, 1944). La primera constituye una síntesis de diversas disciplinas biológicas influidas por ideas de Charles Darwin: las de la genética mendeliana y las de poblaciones; además, se introdujo al análisis taxonómico nuevas técnicas de estudio que permitieron observaciones más finas, como las citogenéticas, las moleculares y bioquímicas, por mencionar las más comunes. En ese momento se formalizó la taxonomía evolutiva, cuyos principios perduran hasta nuestros días con pocas modificaciones (Llorente y Luna, 1994).

La taxonomía de la segunda mitad del siglo XX se caracterizó por: 1) considerar que las clasificaciones deben reflejar, fundamentalmente, las relaciones genealógicas que hay entre los diferentes organismos y los cambios que se han dado en ellos a través del tiempo (divergencia, como aspecto subordinado a la genealogía) y, si es posible, otros componentes de la filogenia o historia evolutiva (v. gr. polaridad o dirección evolutiva, relaciones espaciales o geográficas y diversificación); 2) fundamentar las clasificaciones biológicas en cuatro conceptos importantes: a) especie o unidad de clasificación, b) caracteres y su distribución, c) relaciones de semejanza, d) homología y e) vicarianza. A partir de estos elementos se establecieron relaciones fenéticas (consideran similitud total), patrísticas (ponderan la divergencia), genealógicas,

cronísticas, y espaciales, y 3) clasificar a los seres vivos con base en los principios representados por las tres tendencias: la evolutiva o gradista, la filogenética o cladista y la fenética o numérica. Las dos primeras utilizan como criterio las relaciones ancestrales o de grupo hermano, mientras que la última aplica la similitud total; las principales características de cada una de ellas se encuentran resumidas en el cuadro 2.

A partir de 1950 se generó una de las polémicas más apasionantes que se hayan producido en las ciencias naturales del siglo XX: los métodos cladístico y panbiogeográfico debilitaron paulatinamente el dominio del paradigma gradista y dispersionista que prevalecía en la sistemática y la biogeografía, respectivamente. Esto motivó interesantes controversias sobre los aspectos teóricos y metodológicos, sobre todo en cuanto al rigor y formalidad de las propuestas existentes (Hull, 1988). En este mismo periodo se dio la introducción de gran variedad de caracteres y propiedades de los organismos; la consolidación de teorías en geología y biología molecular, y la revolución tecnológica que ha desarrollado el cómputo y la telemática que influyeron de modo determinante en las perspectivas de sistematización y análisis de las relaciones taxonómicas entre los seres vivos (Llorente, 1990; Llorente y Luna, 1994). En este contexto se produjeron vías alternativas de clasificación de los organismos; así, la fenética y la filogenética intentaron llenar el vacío metodológico que había. Tal vez la idea más significativa para la biología comparada del siglo XX fue la expresión metodológica de Hennig a la propuesta darwiniana de lo que debiera ser una clasificación natural (Llorente, 1990; De Luna, 1995).

La polémica entre las escuelas de clasificación se dio a partir del análisis de los principios resumidos en el cuadro 2. Se consideraron diferentes aproximaciones metodológicas, teóricas e incluso fundamentos filosóficos. Un análisis de esta controversia (1960-1980) puede examinarse detalladamente, aunque sesgado, en las apreciaciones de Hull (1988). A continuación se presentan en forma sintética los puntos que se pueden resaltar de cada una de las escuelas, así como algunas de las críticas y discusiones entre ellas.

La escuela evolutiva no tiene un método explícito ni estandarizado para clasificar a los seres vivos; su práctica es muy heterogénea y a menudo se basa en el principio de autoridad, lo que puede conducir a que sus resultados no sean reproducibles. Los evolucionistas, cuando estudian la filogenia de un grupo de organismos a clasificar, se interesan en las ramas o divisiones (clados), pero también destacan el resultado de cada división subsecuente (diversificación y divergencia); en particular, se abocan al estudio comparativo de la divergencia filética de todos los linajes evolutivos, donde la historia de los

grupos hermanos es generalmente distinta, lo cual ponderan fenéticamente. Esta corriente agrupa los taxones considerando una mezcla de las relaciones genealógicas y el grado de diferencia entre los mismos, y así admiten la existencia de grupos parafiléticos (grados).

Para los cladistas, dos grupos o linajes con un mismo ancestro deben tener la misma categoría; para los evolucionistas los grupos hermanos pueden tener una categoría diferente, porque su historia evolutiva difiere en cuanto a divergencia y diversificación; por lo tanto, los resultados obtenidos en otros componentes filogenéticos tienen efectos en el estudio comparativo y en consecuencia en la clasificación (Mayr, 1981). Las implicaciones de exaltar la divergencia en esta escuela condujeron a la formulación de distintos conceptos de monofilia respecto al propuesto en rigor por los cladistas.

Para la escuela fenética la clasificación es una ciencia empírica que debe estar libre de inferencias teóricas (genealógicas) y construye sus clasificaciones mediante la evaluación de la similitud total: distribuidad de todos los caracteres en todas las entidades; considera que las clasificaciones no representan la historia evolutiva porque no es posible detectarla; en cambio, la semejanza representa la realidad aunque de forma imperfecta. Los fenetistas asumen que su método es prácticamente el único válido, porque su clasificación se basa en un procedimiento empírico aplicable a entidades observables (no necesariamente biológicas); elimina otras inferencias, las cuales podrían ser inducidas *a posteriori* a partir de los patrones obtenidos (un empirismo a ultranza). Por lo tanto, una clasificación es estrictamente fenética si solo provee la adición de los factores observados (Hull, 1988).

La taxonomía numérica, como visión teórica de la clasificación, tiene las siguientes desventajas: 1) la similitud global combina caracteres que se aplican a diferentes niveles de universalidad; 2) se pueden obtener diferentes agrupamientos a partir de la misma matriz de datos si se utilizan distintos algoritmos, y 3) por lo tanto, no produce clasificaciones objetivas ni estables. Sin embargo, este programa aplica menos decisiones subjetivas que el gradismo y utiliza métodos explícitos, pero esta visión teórica fue abandonada a finales del siglo XX casi por completo y la cantidad de artículos publicados sobre el tema disminuyó notablemente, debido quizás a la animadversión que tiene esta escuela por las consideraciones teóricas (Hull, 1988); solo en algunos casos sus métodos se aplicaron para ayudar a resolver problemas taxonómicos por debajo del nivel de especie y en análisis con bases moleculares (Morrone, 2001).

La corriente filogenética, hennigiana o cladista, también tuvo sus orígenes en las ideas decimonónicas de descendencia con modificación; no obstante, la

propuesta de un método riguroso y formal de clasificación filogenética se produjo en 1950 (Llorente, 1990) con la propuesta de Willi Hennig (1950)²³. Una síntesis histórica del cladismo en lengua hispana se puede leer en los trabajos de Morrone (2000, 2001). Esta escuela considera que la clasificación de los organismos debe hacerse con base en el reconocimiento de sus relaciones genealógicas a través de reconocer las relaciones de grupos hermanos por medio de un cladograma y, según Morrone (2001), entre sus funciones destacan: 1) promover el marco mediante el cual los biólogos pueden comunicar información acerca de los seres vivos; 2) proporcionar las bases para diferentes interpretaciones evolutivas; 3) predecir caracteres en organismos recién descubiertos, o poco conocidos, y 4) predecir el orden en otros sistemas de caracteres.

El método cladístico consiste en: 1) definir los taxones bajo estudio; 2) elegir los caracteres que representan la evidencia de la historia evolutiva, discriminar los caracteres homólogos y determinar cuáles son apomórficos (derivados) y cuáles plesiomórficos (no derivados), y establecer la secuencia de sinapomorfías (derivados compartidos), autapomorfías (derivados exclusivos) y heterobatmia²⁴, a través de la distributividad de los caracteres; 3) reconocer los taxones naturales (monofiléticos), los únicos relevantes desde el punto de vista filogenético porque comparten una historia independiente (Wiley *et al.*, 1991), estos son grupos que existen en la naturaleza, haya o no un sistemático para percibirlos y nombrarlos; pero deben ser descubiertos, no pueden ser inventados; estos se originaron de acuerdo con procesos naturales, por lo tanto las clasificaciones deben reflejar el producto de la historia de estos procesos (Wiley, 1981), esto es, los patrones de distributividad de homólogos; 4) descubrir las relaciones genealógicas de los taxones analizados y representarlas en un cladograma, y 5) traducir las relaciones genealógicas del cladograma en una clasificación formal.

El cladismo representa un programa científico robusto y progresivo porque incorpora un sistema explícito para la refutación de hipótesis a todos los niveles de análisis, pues abarca desde los caracteres hasta los cladogramas (De Luna, 1995, 1996). Los sistemáticos filogenéticos utilizan el método hipotético-deductivo con fundamento en la comparación de los patrones de distribución de los caracteres dentro de los taxones (vivos o fósiles); se buscan patrones congruentes y se propone una hipótesis de las relaciones filogenéticas basada en la distribución congruente del mayor número de sinapomorfias; dicha hipótesis se considera como la más parsimoniosa hasta que es impugnada por una hipótesis más robusta o de mayor parsimonia (por el descubrimiento y análisis de nuevos caracteres).

La historia de un grupo monofilético es resultado de una serie de eventos únicos y sucesivos, por lo tanto no puede modificarse por eventos subsecuentes; se desconoce (*sensu stricto*) porque solo se pueden tener aproximaciones cada vez más robustas por medio del planteamiento de hipótesis y la búsqueda de sus objeciones, de tal manera que cuando se propone una historia evolutiva diferente sobre un taxón, lo que se hace es interpretar de manera distinta la evidencia (caracteres)²⁵, tratando de contestar la mayor cantidad de preguntas posibles con base en procesos congruentes y prediciendo nuevos eventos para formar una mejor explicación desde el punto de vista epistemológico. En síntesis, una clasificación hennigiana puede considerarse como un pronóstico que puede ser desmentido (sometido a prueba) con un nuevo patrón de distribución de caracteres (Wiley *et al.*, 1991). Además, los árboles filogenéticos están compuestos de taxones representados por sus especies ancestrales (hipotéticas o actuales), por lo tanto son suposiciones y no hechos; incluso el incremento de nuevos taxones y caracteres puede producir modificaciones en el planteamiento inicial, aunque se aplique el mismo método. En este enfoque los cladogramas son la base de los árboles filogenéticos porque tienen una connotación específica de ancestría implícita y un eje relativo de tiempo, con los que se deduce el orden temporal en el que se originaron los grupos (Wiley *et al.*, 1991).

Pese a que el cladismo fue formulado como un enfoque genealógico, pasó por una transformación que lo hizo independiente de toda consideración filogenética. Los principales representantes de esta corriente denominada cladismo de patrón o transformado (en oposición al filogenético) son Nelson, Platnick y Patterson, quienes consideran que el cladismo es un método básico para construir clasificaciones naturales que preceden a los planteos filogenéticos; por lo tanto, para que la explicación causal de un patrón sea válida es preferible no percibirlo en relación con el proceso que lo produjo. Después de su transformación el cladismo se ha convertido en el método sistemático más consistente y se ha constituido en una herramienta eficaz para todos los programas de investigación en biología comparada (Morrone, 1995).

En los debates con base filosófica respecto al uso de distintos criterios para formular clasificaciones biológicas se suscitaron algunas opiniones interesantes; por ejemplo, De Luna (1995) utilizó tres aspectos de la relación entre filosofía de la ciencia y la sistemática para hacer un examen de las escuelas taxonómicas de clasificación: 1) la ontología de los grupos naturales, 2) las bases para la clasificación y 3) la prueba de hipótesis. Concluyó que la filosofía fenética está asociada con la visión ontológica, que considera a los grupos como 'clases', mientras que el cladismo trata a los taxones como

‘individuos históricos’ (Wiley, 1981). Además, De Luna (1995) consideró que desde un punto de vista popperiano la doctrina fenética queda eliminada como propuesta válida, porque pretende ser neutral respecto a las teorías, y la evolucionista se debe desechar por carecer de un sistema crítico para evaluar hipótesis. Por lo tanto, las ontologías más robustas para la investigación taxonómica son las asociadas con los enfoques evolucionista y cladístico, entre los cuales el segundo es el más consistente y adecuado.

Este mismo autor consideró que la selección de un método para la clasificación no debe basarse en ventajas operativas, como en el feneticismo, sino que debe ser consecuencia de la elección previa de una posición ontológica, y terminó diciendo que: “gracias al desarrollo de la filosofía y métodos cladistas, la sistemática ha ganado credibilidad como ciencia,... pues provee una metodología científica para la investigación taxonómica basada en la teoría evolutiva”. Es importante aclarar que estos argumentos corresponden al plano epistemológico y no necesariamente al metodológico o al empírico.

Según Mayr y Ashlock (1991), los fenetistas consideran una clasificación como un simple índice ordenado de información almacenada, pero esta característica les permite construir clasificaciones de forma sistemática y reproducible. Al respecto, Ridley (1986, 1993) opinó que el método fenético conduce a una clasificación artificial, subjetiva, idealista y ambigua, porque hay muchas medidas de similitud que son incongruentes entre sí, por lo que este método carece de una justificación filosófica sólida, aunque puede tener la ventaja de que no es necesario modificar mucho la clasificación cuando aparecen nuevas ideas filogenéticas. La escuela evolucionista pretende construir clasificaciones naturales, para lo cual incorpora una mezcla de elementos de la fenética y de la filogenética (sin decir cómo y cuándo); por lo tanto presenta inexactitudes teóricas y prácticas, y sus resultados son inestables. En cuanto a la clasificación cladista, este autor consideró que es realista, objetiva y precisa, a partir de lo cual el autor concluyó que el cladismo es el sistema de clasificación mejor justificado teóricamente.

Una de las posibles desventajas que presenta el cladismo es que para la clasificación se puede necesitar un gran número de niveles jerárquicos (tal vez miles), lo que resulta impráctico. Como solución a esto De Queiroz y Gauthier (1990, 1992, 1994), Papavero *et al.*, (1992, 2001), Bryant (1994), Sundberg y Pleijel (1994), Brummitt (1997), Cantino *et al.*, (1997, 1999), Crane y Kenrick (1997), De Queiroz (1997a,b, 2000), Kron (1997), Cantino (1998, 2000), Hibbett y Donoghue (1998), Johnson y Porter (1998), Moore (1998), Milius (1999), Nixon y Carpenter (2000), Stuessy (2000), Pleijel y Rouse (2000), Withgott (2000), Pennisi (2001), Bryant y Cantino (2002), Kress y Depriest (2002) y

Stevens (2002), entre otros, han hecho comentarios y han propuesto algunas alternativas. Además, este método no funciona totalmente cuando hay hibridación (transferencia génica, interlinajes), endosimbiosis, plásmidos o episomas (flujo horizontal de información). Esto no es una debilidad del método, sino que se debe admitir la existencia de fenómenos ecológicos y evolutivos que el cladismo debe considerar (Llorente, 1990).

La aplicación en las técnicas de estos tres enfoques en la clasificación biológica sigue en franco desarrollo, producto del avance de las tecnologías de la información, entre los que están la aparición de programas informáticos que permiten hacer análisis simultáneos y visualización de cantidades inmensas de datos que consideran la existencia de grandes colecciones de datos morfológicos y moleculares en formato digital. Todo esto está contribuyendo, paulatinamente, a la transformación de la práctica taxonómica, de tal manera que ya se habla de la informática de la biodiversidad, cibertaxonomía o e-taxonomía para referirse a esta disciplina biológica (Soberón y Peterson, (2004); Hine, (2008); Zauner, (2009).

Cuadro 2. Principales características de las escuelas taxonómicas del siglo XX. Tomado de Sokal y Sneath (1963), Wiley (1981), Crisci y López-Armengol (1983), Llorente (1986,1990), Hull (1988), Brusca y Brusca (1990), Quicke (1993), Papavero y Llorente (1993, 2007,2008), Ball (1994), Morrone (2000, 2001).

Característica	Clasificación		
	Evolutiva	Fenética	Filogenética
Nombres utilizados para denominar la escuela.	Tradicional, filista, gradista o clásica.	Numericista, neoadansoniana, taximetría o estadística.	Cladística, hennigiana o genealogista.
Principales antecesores.	Darwin (1859), Wallace (1856) y Hæckel (1866).	Taranto (474 a.C) y Adanson (1763-1764).	Mitchell (1889, 1901) y Camp (1923).
Principales representantes.	Mayr.	Sokal, Sneath y Jardine.	Hennig, Nelson, Wiley, Farris y Platnick.
Periodo de tiempo.	Desde 1940.	Desde 1950.	Desde 1950.

Cuadro 2. Principales características de las escuelas taxonómicas del siglo XX. Tomado de Sokal y Sneath (1963), Wiley (1981), Crisci y López-Armengol (1983), Llorente (1986,1990), Hull (1988), Brusca y Brusca (1990), Quicke (1993), Papavero y Llorente (1993, 2007,2008), Ball (1994), Morrone (2000, 2001).

Característica	Clasificación		
Textos clásicos.	<i>The methods and Principles of Systematic Zoology</i> , Mayr, Linsley y Usinger (1953), <i>Principles of Systematic Zoology</i> , Mayr y Ashlock (1991) y <i>Principles of Animal Taxonomy</i> , G.G. Simpson (1961).	<i>Numerical Taxonomy</i> , Sokal y Sneath (1963). <i>Mathematical Taxonomy</i> , Jardine y Sibson (1971).	<i>Elementos de una sistemática filogenética</i> , Hennig (1950)1. <i>Phylogenetics. The Theory and practice of phylogenetic systematics</i> , Wiley (1981).
			<i>Systematics and biogeography: cladistics and vicariance</i> , Nelson y Platnick (1981). <i>Phylogenetic patterns and the evolutionary process</i> , Eldredge y Cracraft (1980).
Fundamento.	Mezcla de componentes de historia evolutiva y consideraciones fenéticas.	Similitud total.	Cladogénesis: historia de los eventos de especiación y ramificación.
Principio.	La evolución ha producido grupos naturales de organismos, entonces la clasificación debe reflejar este proceso. Las bases son las similitudes y las diferencias observadas entre los grupos de seres.	Refleja la similitud total. Fenético debe significar libre de teoría. Una clasificación será mejor cuanto más información tenga sobre los taxones y, además, se base en el mayor número de caracteres. <i>A priori</i> cada carácter posee el mismo valor.	Destaca el valor fundamental de la cladogénesis (ramificación). Las especies son unidades de la evolución y los taxones superiores naturales (clados) son unidades de historia que tienen continuidad a partir de una especie ancestral común.

Cuadro 2. Principales características de las escuelas taxonómicas del siglo XX. Tomado de Sokal y Sneath (1963), Wiley (1981), Crisci y López-Armengol (1983), Llorente (1986,1990), Hull (1988), Brusca y Brusca (1990), Quicke (1993), Papavero y Llorente (1993, 2007,2008), Ball (1994), Morrone (2000, 2001).

Característica	Clasificación		
Rechazan.	Reducir la clasificación a similitud o genealogía.	Conceptos evolutivos.	Especiación filética.
Método general de agrupamiento de taxones.	Divergencia y cladogénesis.	Similitud total.	Distribución de caracteres derivados sinapomorfías + autopomorfías (heterobotmia).
La filogenia en la clasificación expresa.	Divergencia y otros componentes de la filogenia.	Utilidad y conveniencia.	Las genealogías hipotéticas son un conjunto de hipótesis obtenidas a partir de la información proporcionada por los caracteres y su distribución.
Homología.	Evolutiva, importante.	No se considera, solo es operativa	Importancia primaria al discriminar plesiomorficos y apomorfias.
Monofilia.	Los taxones no deben ser necesariamente monofiléticos u holofiléticos.	La filogenia es irrelevante como criterio de agrupamiento.	Los taxones deben ser estrictamente monofiléticos.
Parafilia.	Se aplica si hay diferencias morfológicas considerables, si ocupan zonas adaptativas distintas, si hay diferencia de entre la riqueza de los taxones comparados (divergencia) con una notable diversificación.	No se considera.	No se considera.

Cuadro 2. Principales características de las escuelas taxonómicas del siglo XX. Tomado de Sokal y Sneath (1963), Wiley (1981), Crisci y López-Armengol (1983), Llorente (1986,1990), Hull (1988), Brusca y Brusca (1990), Quicke (1993), Papavero y Llorente (1993, 2007,2008), Ball (1994), Morrone (2000, 2001).

Característica	Clasificación		
Concepto de especie.	Biológico y evolutivo.	No existe.	Evolutiva, filogenética y cladística.
Subespecie y compatibilidad reproductiva.	Por lo general es relevante, en especial geográficamente.	No la considera.	Irrelevante.
Unidad de estudio.	Especie biológica.	OTU (Unidad Taxonómica Operacional).	Semaforonte y holomorfología.
Relaciones que refleja la clasificación.	Genealogía, la similitud total, diferencia y otros componentes de la filogenia.	Similitud total o diferencia.	Genealogía, ancestría común inmediata. Relación de grupo hermano.
Caracteres que se utilizan.	Homólogos y selectivamente neutros (no adaptativos), entre los que están los embrionarios, moleculares y conductuales, o los que han permanecido constantes a lo largo de la evolución (no cambian en respuesta a las condiciones ambientales).	Todos los caracteres posibles observables, medibles y cuantificables. A todos los caracteres se les da la misma importancia. Para lograr la mayor objetividad posible se recomienda usar como mínimo cincuenta, y hasta mil o más, y a cada uno de ellos se le asigna una forma numérica.	Homólogos, sinapomórficos y autapomórficos.
Fósiles.	Pueden ser muy importantes.	No se usan.	Se consideran, pero dentro del análisis de sus relaciones genealógicas.
Datos ecológicos.	Pueden ser muy importantes. Homogenético.	No se usan.	Se utilizan rara vez.

Cuadro 2. Principales características de las escuelas taxonómicas del siglo XX. Tomado de Sokal y Sneath (1963), Wiley (1981), Crisci y López-Armengol (1983), Llorente (1986,1990), Hull (1988), Brusca y Brusca (1990), Quicke (1993), Papavero y Llorente (1993, 2007,2008), Ball (1994), Morrone (2000, 2001).

Característica	Clasificación		
Dendrograma.	Filograma (árbol evolutivo).	Fenograma.	Cladograma (clado, un ancestro con todos sus descendientes).
Características del dendrograma.	Refleja los puntos de división y los grados de las divergencias subsecuentes (cladogénesis y anagénesis), está compuesto por especies (evolutivas y genealógicamente continuas de la población) y eventos de especiación.	Muestra gráficamente la relación en grado de similitud entre dos OTUs o grupos de OTUs. Los valores de similitud se expresan en una escala en el extremo superior. Los OTUs se colocan en el extremo derecho y cada uno da origen a un eje horizontal, los ejes horizontales se unirán mediante ejes verticales que, en relación con la escala, expresan el valor de similitud existente entre los OTUs o conjuntos de OTUs.	La filogenia (genealogía) consiste en una secuencia de dicotomías, cada una representa la división de una especie parental en dos especies hijas, las especies ancestrales dejan de existir (por método) al tiempo que se produce la dicotomía.
Transformación de un dendrograma a clasificación.	La clasificación refleja tanto los patrones de ramificación como el grado de diferencia entre los taxones.	No hay reglas generales. Se utilizan arbitrariamente los niveles de similitud total y diferencia, dependiendo del taxón y los algoritmos.	La clasificación describe los patrones de ramificación en el cladograma, bajo convenciones en las categorías usadas.
Procesamiento de los datos.	CONPHEN4	NTSYS-PC, MVSP Plus, SYN-TAX III, PHYLIP	Hennig86, PAUP, MacClade, CLADOS, PEE-Wee, NONA
Criterio metodológico.	No es específico.	Estadística, empirismo y operacionismo; trata de eliminar la subjetividad del proceso clasificatorio.	Parsimonia3 o simplicidad de las hipótesis.
Polarización de caracteres.	Registro fósil, más generalizado.	No hay.	Grupo externo y embriología.

Cuadro 2. Principales características de las escuelas taxonómicas del siglo XX. Tomado de Sokal y Sneath (1963), Wiley (1981), Crisci y López-Armengol (1983), Llorente (1986,1990), Hull (1988), Brusca y Brusca (1990), Quicke (1993), Papavero y Llorente (1993, 2007,2008), Ball (1994), Morrone (2000, 2001).

Característica	Clasificación		
Etapas de la clasificación.	Se incluye tanto el análisis de los atributos disponibles de los organismos, como sus correlaciones, condicio-	La elección y/o definición de OTUs, caracteres a observar, construcción de matriz básica de datos (presen-	En la reconstrucción filogenética para probar monofilia en un grupo taxonómico superior basta con demostrar
	nes ecológicas y patrones de distribución; con este tipo de análisis se pretende reflejar dos de los procesos evolutivos más importantes: la división y las subsecuentes divergencias de los linajes.	cia, ausencia o multiestado), obtención de un valor de similitud para cada par de OTUs, construcción de la matriz de similitud o de distancias, análisis de agrupamiento, construcción de fenogramas (métodos de agrupamiento: ligamiento promedio, completo y simple), generalizaciones e interpretación de relaciones taxonómicas.	la posesión de un tipo de homólogos denominados sinapomorfias o caracteres derivados compartidos como condición necesaria y suficiente. Para reconocer grupos hermanos es indispensable la heterobatmia (las sinapomorfias que los unen y las autapomorfias que los distinguen).

Cuadro 2. Principales características de las escuelas taxonómicas del siglo XX. Tomado de Sokal y Sneath (1963), Wiley (1981), Crisci y López-Armengol (1983), Llorente (1986,1990), Hull (1988), Brusca y Brusca (1990), Quicke (1993), Papavero y Llorente (1993, 2007,2008), Ball (1994), Morrone (2000, 2001).

Característica	Clasificación		
<p>Para establecer las relaciones.</p>	<p>La evolución tiene dos componentes principales: el patrón de ramificación y el grado de divergencia fenotípica, cuando hay conflicto entre ambos se prefiere el segundo criterio.</p>	<p>La similitud de las clasificaciones es global (homóloga y homoplástica) de manera que no indica necesariamente parentesco. La cercanía y la distancia taxonómica entre las especies se calculan por el uso de algoritmos en donde las características se procesan con la ayuda de computadoras. Los algoritmos se obtienen de técnicas secuenciales, simultáneas divisivas, división de sub-conjuntos, etc. El ligamiento promedio define la proximidad entre dos grupos como el promedio entre todos los pares de las OTUs.</p>	<p>Para determinar las hipótesis genealógicas se utilizan las sinapomorfías. Se aplican tres criterios morfológicos básicos para identificar las homologías entre dos o más caracteres si se considera que los homólogos son producto de la descendencia a partir de un ancestro común (cercano o lejano) o de similitud de posición, de calidad de parecido, o composición especial y de continuación de la similitud a través de formas intermedias (especies).</p>

Cuadro 2. Principales características de las escuelas taxonómicas del siglo XX. Tomado de Sokal y Sneath (1963), Wiley (1981), Crisci y López-Armengol (1983), Llorente (1986,1990), Hull (1988), Brusca y Brusca (1990), Quicke (1993), Papavero y Llorente (1993, 2007,2008), Ball (1994), Morrone (2000, 2001).

Característica	Clasificación		
<p>Concepto de especie.</p>	<p>Simpson (1961). Linaje (secuencia de poblaciones ancestro descendientes) que evoluciona separadamente de otros linajes y que tiene su propio papel evolutivo y tendencias.</p> <p>Mayr (1970). Grupos de poblaciones naturales, genéticamente similares y con intercambio genético, interfértiles y aislados reproductivamente de otros grupos análogos.</p> <p>Grant (1981). La unidad básica de la clasificación formal. Unidad fundamental de evolución.</p>	<p>Michener (1970) Fenético No numérico. Grupo de poblaciones no divisibles por discontinuidades fenéticas y separado de otros grupos por discontinuidades fenéticas.</p> <p>Sokal (1973). Fenético numérico, no reconoce teóricamente el concepto de especie, pero diferencia a las unidades taxonómicas operacionales con base en definiciones numéricas.</p> <p>Grupo de poblaciones fenéticamente similares en muchos tipos de caracteres (morfológicos, etológicos, químicos, etc.) cuyos límites se pueden establecer por una evaluación numérica.</p>	<p>Wiley (1978). Secuencia ancestro-descendiente de poblaciones (linaje) que evolucionaron separadamente de otras secuencias y que poseen papeles y tendencias evolutivas propias; se refiere a linaje como uno o una serie de demos que comparten una historia común de descendencia no compartida por otros demos (poblaciones).</p> <p>Nelson y Platnick (1981). La muestra más pequeña de organismos detectados que se autoperpetúan y que tienen un conjunto de caracteres únicos.</p> <p>Cracraft (1983). Agrupación más pequeña de organismos individuales diagnosticable dentro de la cual hay un patrón parental de ancestría y descendencia.</p> <p>Ridley (1986). Grupo de organismos entre dos sucesos de especiación o entre un suceso de especiación y uno de extinción, o para especies vivientes que han descendido de un evento de especiación.</p> <p>De Queiroz y Donoghue (1988). Unidad cladística resuelta más pequeña que posee al menos un carácter que la diferencia de otras.</p>

1 Fue editado en inglés en 1966 y en español en 1968.

2 La heterobatmia consta de una sinapomorfía, y por lo menos un par de autapomorfías nos permite reconocer dos especies como monofiléticas y morfológicamente distintas, por lo que

se consideran especies hermanas (Papavero y Llorente, 2008).

- 3** En esto son similares la historia y la sistemática, ambas intentan reconstruir los acontecimientos del pasado a partir de las evidencias que hay en el presente y que son susceptibles de análisis rigurosos.
-

22 Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México .

23 Fue editado en inglés en 1966 y en español en 1968.

24 La heterobatmia consta de una sinapomorfía, y por lo menos un par de autapomorfías nos permite reconocer dos especies como monofiléticas y morfológicamente distintas, por lo que se consideran especies hermanas (Papavero y Llorente, 2008).

25 En esto son similares la historia y la sistemática, ambas intentan reconstruir los acontecimientos del pasado a partir de las evidencias que hay en el presente y que son susceptibles de análisis rigurosos.

Referencias y Bibliografía básica

- Adanson, M. 1763-1764. *Familles des Plantes*. Vincent, París.
- Aristóteles. 1992. *History of Animals*. Vol. 9, libros 1-3. Harvard University Press, Boston, 344 p.
- Atran, S y Medin,D. 2008. *The native mind and the cultural cosntruction of Nature*. The MIT Press. Cambridge, Massachusetts. 333p.
- Berlin, B. 1992. *Etnnobiological classication: Principles of categorization of plants and animals in traditional societies*. Princeton University Press. 335p.
- Blackwelder, R.E. 1967. *Taxonomy*. John Wiley Inc., Nueva York, 698 p.
- Brummitt, R.K. 1997. Taxonomy versus cladonomy, a fundamental controversy in biological systematics. *Taxon*, 46: 723-734.
- Bryant, H.N. 1994. Comments on the phylogenetic definition of taxon names and conventions regarding the naming of crown clades. *Syst. Biol.*, 43: 124-130.
- Bryant, H.N. y Cantino, P.D. 2002. A review of criticisms of phylogenetic nomenclature: is taxonomic freedom the fundamental issue? *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.*, 77: 39-55.
- Buffon, G.L. 1749-1778. *Histoire Naturelle*. Imprimerie Royale, París.
- Burt, B.L. 1966. Adanson and modern taxonomy. *Notes Roy. Bot. Gard.*, 26: 427-431.
- Cain, A.J. 1954. *Animal species and their evolution*. Hutchinson, Londres, 205 p.
- Cantino, P.D. 1998. Binomials, hyphenated uninomials, and phylogenetic nomenclature. *Taxon*, 47: 425-429.
- Cantino, P.D. 2000. Phylogenetic nomenclature: addressing some concerns. *Taxon*, 49: 85-93.
- Cantino, P.D., Olmstead,R.G. y Wagstaff,S.J. 1997. A comparison of phylogenetic nomenclature with the current system: a botanical case study. *Syst. Biol.*, 46: 313-331.
- Cantino, P.D., Bryant,H.N., De Queiroz, K.,Donoghue,M.J., Eriksson, T.,Hillis,D.M.y Lee,M.S.Y. 1999. Species names in phylogenetic nomenclature. *Syst. Biol.*, 48: 790-807.
- Cesalpino, A. 1583. *De Plantis libri XVI*. Marescottum, Florencia.
- Cracraft, J. 1983. The significance of philogenetic classifications for systematic and evolutionary biology. En: Felsenstein (Ed.). *Numerical Taxonomy*. Springer-Verlag.
- Cracraft,J. y Donoghue,M.J. (eds.). 2004. *Assembling the tres of life*. Oxford University Press. Nueva York. 576p.
- Crane, P.R. y Kenrick,P. 1997. Problems in cladistic classification: higher level relationships in land plants. *Aliso*, 15: 87-104.

- Crisci, J. y López-Armengol, M.A.F. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Secretaría General de la OEA, Washington, 132 p.
- Darwin, C. 1859. *El origen de las especies*. Porrúa, México.
- De Candolle A. 1873. Histoire des sciences et des savants depuis deux siècles. Corr. Inst. Acad. Sc. de Paris, &c, Genova.
- De Luna, E. 1995. Bases filosóficas de los análisis cladísticos para la investigación taxonómica. *Acta Bot. Mex.*, 33: 63-79.
- De Luna, E. 1996. Epistemología de la investigación taxonómica: inferencias filogenéticas y su evaluación. *Bol. Soc. Bot. Mex.*, 58: 43-53.
- De Luna, E. y Mishler, B. 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Bol. Soc. Bot. Mex.*, 59: 1-16.
- De Queiroz, K. 1997a. The Linnaean hierarchy and the evolutionization of taxonomy, with emphasis on the problem of nomenclature. *Aliso*, 15: 125-144.
- De Queiroz, K. 1997b. Misunderstandings about the phylogenetic approach to biological nomenclature: a reply to Lidén and Oxelman. *Zool. Scr.*, 26: 67-70.
- De Queiroz, K. 2000. The definitions of taxon names: A reply to Stuessy. *Taxon*, 49: 533-536.
- De Queiroz, K. y M. Donoghue. 1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics*, 4: 317-338.
- De Queiroz, K. y Gauthier, J. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. *Syst. Zool.*, 39: 307-322.
- De Queiroz, K. y Gauthier, J. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 23: 449-480.
- De Queiroz, K. y Gauthier J. 1994. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. *Trends Ecol. Evol.*, 9: 27-31.
- Dobzhansky, T. 1972. Species of *Drosophila*. New excitement in an old field. *Science*, 177: 664-669.
- Dobzhansky, T. 1935. A critique of the species concept in biology. *Philos. Sci.*, 2: 344-355.
- Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, Nueva York.
- Donoghue, M.J. y Kadereit, J.W. 1992. Walter Zimmerman and the growth of phylogenetic theory. *Syst. Biol.*, 41: 74-85.
- Du Rietz, G.E. 1930. The fundamental units of biological taxonomy. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 24: 333-428.
- Eldedge, N. y Cracraft, J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, Nueva York, 346 p.
- Ereshefsky, M. 2001. *The poverty of the Linnaean hierarchy: A philosophical study of biological taxonomy*. Cambridge University Press. Nueva York. 316p.
- Farris, J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis, pp. 7-36. En:

- Platnick, N.I. y Funk, V.A. (eds.), *Advances in Cladistics*, Vol. 2. *Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society*. Columbia Univ. Press, Nueva York.
- Felsestein, J. 2004. *Inferring phylogenies*. Sinauer. Sunderland, Massachusetts. 664p.
- Geoffroy Saint-Hilaire, E. 1818. *Philosophie anatomique. Des organes respiratoires sous le rapport de la détermination de leurs pièces osseuses*. París, 512 p.
- Ghiselin, M.T. 1984. *The triumph of the darwinian method*. University of Chicago Press. Chicago.
- Ghiselin, M.T. y Jaffe, L. 1973. Phylogenetic classification in Darwin's Monograph on the Sub-class Cirripedia. *Syst. Zool.*, 22: 132-140.
- Gilmour, J.S.L. 1989. Two early papers on classification. *Plant Syst. Evol.*, 167: 97-107.
- Grant, V. 1981. *Plant speciation*. Columbia University Press, Nueva York.
- Häeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der organismen*. G. Reimer, Berlin.
- Hall, B.K. (ed). 1994. *Homology: The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press. Nueva York. 425p.
- Hennig, W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutsche Zentralverlag, Berlin.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 263 p.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires, 356 p.
- Hibbett, D.S. y Donoghue, M.J. 1998. Integrating phylogenetic analysis and classification in fungi. *Mycologia*, 90: 347-356.
- Hine, C. 2008. *Systematics as cyberscience: Computer, change, and continuity in science*. The MIT Press. Cambridge, Massachusetts. 307p.
- Hull, D. 1988. *Science as a process*. The University of Chicago Ill, Chicago, 585 p.
- Huxley, J.S. (Comp.). 1940. *The new systematics*. Clarendon Press, Londres.
- Jardine, N. y Sibson, R. 1971. *Mathematical taxonomy*. Wiley, Londres, 286 p.
- Johnson, L.A. y Porter, J.M. 1998. Serving two masters: applying principles of phylogenetic nomenclature under constraints imposed by the ICBN. *Amer. J. Bot.*, 85(6): 138.
- Kress, W.J. y Depriest P.T. 2002. Linnaeus visits the 21th Century. *Taxon*, 51: 5-6.
- Kron, K.A. 1997. Exploring alternative systems of classification. *Aliso*, 15: 105-112.
- Linneo, C. 1758. *Systema Naturae per Regna tria Naturae*. Estocolmo.
- Llorente, J. 1986. Algunas ideas de la teoría sistemática contemporánea: conceptos en cladismo. *Ciencias número especial*, 1: 74-87.

- Llorente, J. 1990. *La búsqueda del método natural*. FCE, La ciencia desde México, No. 95, 150 p.
- Llorente, J. y Luna, I. (Comps.). 1994. *Taxonomía Biológica*. FCE, México, 626 p.
- Llorente J. y Michán, L. 2000. El concepto de especie e implicaciones para el desarrollo de inventarios y estimaciones en biodiversidad. Memorias RIBES. En: Martín-Piera, F., Morrone, J.J. y Melic, A. (eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: Pribes-2000*. Monografías tercer milenio Vol. 1, Zaragoza, pp. 87-96.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, Nueva York.
- Mayr, E. 1957. Species concepts and definitions, pp.1-22. En: Mayr, E. (ed.). *The species problem*. American Association for Advancement of Science, Washington.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E. 1968. The role of systematics in biology. *Science*, 159: 595-599.
- Mayr, E. 1969. *Principles of systematic zoology*. Mc. Graw-Hill, Nueva York.
- Mayr, E. 1970. *Populations, species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E. 1981. Biological classification: toward a synthesis of opposing methodologies. *Science*, 214: 510-516.
- Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought*. Belknap Press of Harvard, Cambridge, 974 p.
- Mayr, E. y Ashlock, P. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, Nueva York.
- Mayr, E., Linsley, E.G. y Usinger R.L. 1953. *Methods and principles of systematic zoology*. McGraw Hill, Nueva York, 328 p.
- Milvus, S. 1999. Should We Junk Linnaeus? *Science News*, 156(17): 268.
- Minelli, A. 1993. *Biological systematics: The state of the art*. Chapman y Hall. Londres. 387p.
- Michán, L. y Llorente-Bousquets, J. 2003. La taxonomía en México durante el siglo XX. *Publ. Esp. Mus Zool.*, 13: 1-250.
- Michener, C.D. 1970. Diverse approaches to systematics. *Evol. Biol.*, 4: 1-38.
- Moore, G. 1998. A comparison of traditional and phylogenetic nomenclature. *Taxon*, 47: 561-579.
- Morrone, J.J. 1995. Asociaciones históricas en biología comparada. *Ciencia*, 46: 229-235.
- Morrone, J.J. 2000. *El lenguaje de la cladística*. F. C. UNAM, México, 109 p.
- Morrone, J.J. 2001. *Sistemática, biogeografía y evolución*. F. C. UNAM, México,

123 p.

- Nelson, G. 1979. Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with a historical note on Adanson's Familles des Plantes (1763-1764). *Syst. Zool.*, 28: 1-21.
- Nelson, G. y Platnick, N. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, Nueva York, 567 p.
- Nixon, K.C. y Carpenter, J.M. 2000. On the other "Phylogenetic systematics". *Cladistics*, 16: 298-318.
- O'Hara, R.J. 1991. Representations of the natural system in the nineteenth century. *Biol. Phil.*, 6: 255-274.
- Papavero, N. y Llorente, J. 1992. Un nuevo concepto en Biología Comparada: "el eidoforonte". *Publ. Esp. Mus. Zool. UNAM.*, 5: 21-29.
- Papavero, N. y Llorente, J. (Comps.) 1999. *Herramientas prácticas para el ejercicio de la taxonomía zoológica* (Colecciones, Bibliografía, Ilustración y Nomenclatura). FCE, México, 320 p.
- Papavero, N. y Llorente, J. (Coords. y autores principales). 2007. *Historia de la Biología Comparada, con especial referencia a la biogeografía: Del Génesis al Siglo de las Luces* (Libro electrónico en hipertexto: CD). Coordinación de Servicios Editoriales. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Papavero, N. y Llorente, J. (Coordinadores y autores principales). 2008. *Principia Taxonomica: Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica*. (Libro electrónico en hipertexto: CD). Coordinación de Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Papavero, N., Llorente, J. y Minor, J. 1992. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética I. *Publ. Esp. Mus. Zool. UNAM.*, 5: 1-20.
- Papavero, N., Llorente, J. y Abe, J.M. 2001. Proposal of a new system of nomenclature for systematics. *Arq. Zool.*, 36(1): 1-145.
- Pennisi, E. 2001. Linnaeus's last stand? *Science*, 291: 2304-2307.
- Pleijel, F. y Rouse, G.W. 2000. Least-inclusive taxonomic unit: a new taxonomic concept for biology. *Proc. Royal Soc. Lond.*, 267: 627-630.
- Ridley, M. 1986. *Evolution and classification: the reformation of cladism*. Longman, Londres, 202 p.
- Ridley, M. 1993. *Evolution*. Blackwell, Boston.
- Quicke, D.L.J. 1993. *Principles and techniques of contemporary taxonomy*. Blackie Academic y Profesional, Londres, 311 p.
- Ray, J. 1674. *A discourse on the specific differences of plants*. Londres.
- Ray, J. 1704. *Historia Plantarum*. Londres.
- Reig, O.A. 1979. Propositiones para una solución al problema de la realidad de

- las especies biológicas. *Rev. Ven. Fil.*, 11: 3-30.
- Ridley, M. 1986. *Evolution and classification: the reformation of cladism*. Longman, Londres, 202 p.
- Ridley, M. 1993. *Evolution*. Blacwell, Boston.
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, Nueva York.
- Simpson, G.G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, Nueva York, 247 p.
- Slobodchikoff, C.N. (Comp.). 1976. *Concepts of species*. Stroudburg, Dowden, Hutchinson and Ross.
- Sneath, P. y Sokal, R. 1973. *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, 573 p.
- Soberón, J. y Peterson, A.T. 2004. Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 359(1444): 689-698.
- Sokal, R. y Sneath, P. 1963. *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, 573 p.
- Stafleu, F.A. 1969. A historical review of systematic botany, pp. 16-44. En: *Systematic Biology: Proceedings of an International Conference*. National Academy of Sciences, Washington.
- Stevens, P.F. 1986. Evolutionary classification in botany, 1960-1985. *J. Arnold Arbor*, 67: 313-339.
- Stevens, P.F. 1992. Species: historical perspectives, pp. 302-311. En: Keller, E.F. y Lloyd, E.A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Stevens, P.F. 2002. Why do we name organisms? Some reminders from the past. *Taxon*, 51: 11-26.
- Stuessy, T.F. 2000. Points of View: Taxon names are not defined. *Taxon*, 49: 231-233.
- Sundberg, P. y Pleijel, F. 1994. Phylogenetic classification and the definition of taxon names. *Zool. Scri.*, 23: 19-25.
- Vernon, K. 1988. The founding of numerical taxonomy. *Brit. Jour. Hist. Sci.*, 21: 143-158.
- Vernon, K. 1993. Desperately seeking status: evolutionary systematics and the taxonomists' search for respectability, 1940-1960. *Brit. Jour. Hist. Sci.*, 26: 207-227.
- Wiley, E.O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.*, 27: 17-26.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The Theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley and Sons, Nueva York, 439 p.

- Wiley, E.O., Siegel-Causey, D., Brooks, D.R. y Funk, V.A. 1991. *The Compleat Cladist. A primer of phylogenetic procedures*. Museum of Natural History. Dych Hall. The University of Kansas. Lawrence, Kansas, 158 p.
- Williams, D.M y Forey, P.L. (eds.). 2004. *Milestones in systematic*. CRC Press. 290p.
- Williams, D.M y Ebach, M.C. 2008. *Foundations of systematics and biogeography*. Springer. Nueva York. 309p.
- Wilkins, J.S. 2009. *Species: history of an idea*. University of California Press. Berkeley. 305p.
- Withgott, J. 2000. Is it "So Long, Linnaeus"? *BioScience*, 50(8): 646-651.
- Zauner, H. 2009. Evolving e-taxonomy. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1):141.

ADAPTACIÓN

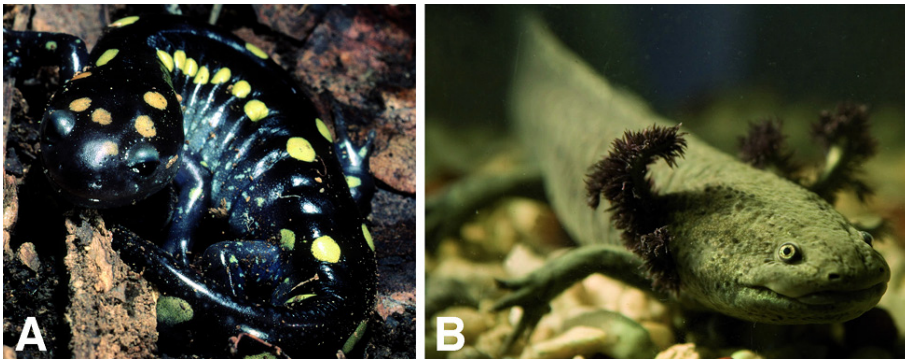
Mark E. Olson y Julieta A. Rosell²⁶

En la biología, a las preguntas de tipo “por qué” solemos contestar con referencia a la adaptación. Por ejemplo, en su amplia distribución desde el sur de México hasta Canadá, la gran mayoría de las salamandras del género *Ambystoma* tienen una fase larvaria acuática seguida de una etapa metamórfica en la cual se vuelven adultos terrestres (Figura 1A). Cuando preguntamos “¿por qué el ajolote de Xochimilco, *Ambystoma mexicanum*, no sufre la metamorfosis, sino que permanece en su etapa acuática?” (Figura 1B), la respuesta invoca a la adaptación: en la mayoría de los sitios en donde habitan las especies de *Ambystoma*, existen microhábitats húmedos que posibilitan la vida de los organismos adultos. En cambio, en el paisaje volcánico del altiplano mexicano, la larga época de sequía amenaza a los anfibios con la desecación. La selección natural, por lo tanto, habrá favorecido a aquellos individuos con la capacidad de permanecer y reproducirse en cuerpos de agua durante todo el año.

La adaptación está presente en todos nuestros “porqués” sobre el mundo vivo. ¿Cómo se podría explicar el porqué del hocico hinchado de *Uta tumidarostra*, una pequeña lagartija de una isla en el centro del Golfo de California? (figura 2A). Son pocos los insectos que habitan la isla, pero los invertebrados en la zona intermareal son abundantes. La presencia de glándulas hipertrofiadas secretoras de sal dan el aspecto hinchado al hocico de esta lagartija y son una adaptación a una dieta de animales marinos. ¿Por qué las bacterias endémicas de Cuatro Ciénegas tienen tan poco DNA en sus células? (figura 2B). El fósforo es muy escaso en el agua de las pozas de esta localidad; siendo el fósforo un elemento tan importante del DNA, los genomas pequeños representan una adaptación a la vida en ambientes carentes de este elemento. ¿Por qué los cactus del género *Ariocarpus* son tan inconspicuos? (figura 3A). Solemos decir que en el desierto chihuahuense cualquier planta suculenta sería el alimento favorito de cualquier herbívoro, pero algunas especies suculentas están cubiertas de espinas, mientras otras, como el peyote (*Lophophora williamsii*), están llenas de sustancias que perjudican al animal que las come (figura 3B y 3C). En el caso de *Ariocarpus*, el mimetismo es una adaptación en contra de la herbivoría. De la misma forma, los insectos de la familia Membracidae, comunes en los bosques tropicales de

México, presentan extrañas ornamentaciones en el tórax que interpretamos como adaptaciones que les permiten mimetizarse con las plantas sobre las cuales habitan (figura 4). La lista de ejemplos es inmensa, y por dondequiera vemos en la naturaleza casos similares. La observación de la adaptación parecería ser uno de los hechos más contundentes de la naturaleza.

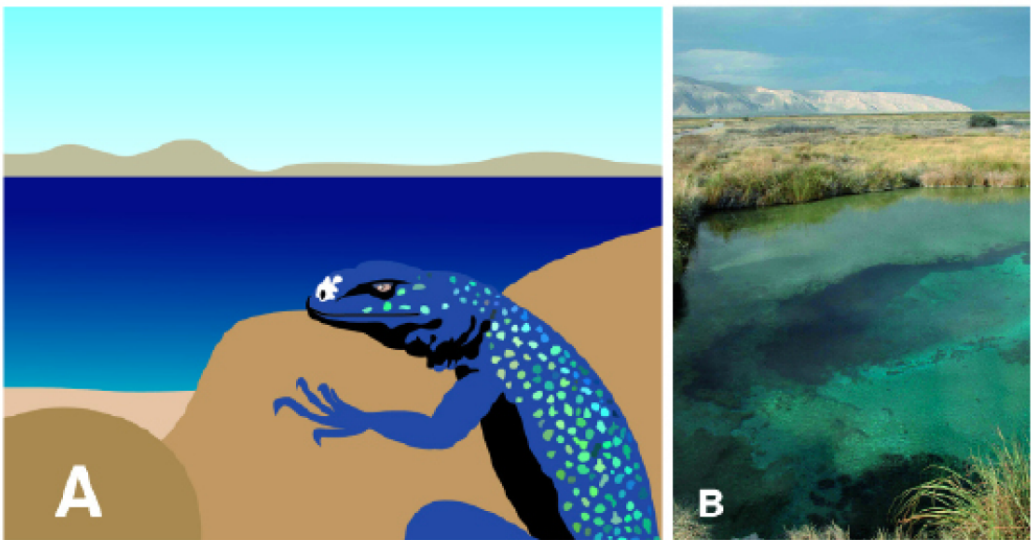
Figura 1. Salamandras del género *Ambystoma*. **A.** La mayoría de las especies de *Ambystoma*, como *A. tigrinum* del centro de los Estados Unidos, tiene una fase larvaria acuática, pero los adultos son terrestres en sitios húmedos de bosques templados. En cambio, el ajolote de Xochimilco, *A. mexicanum* (**B**; foto Associated Press/ Luis Zambrano), nunca se transforma a una fase terrestre y sus adultos se parecen a los juveniles de especies como *A. tigrinum*. La vida acuática podría ser una adaptación a la ausencia de hábitats húmedos y a la larga a la estación de secas en el Valle de México.



A pesar de la ubicuidad aparente de la adaptación, su estudio es uno de los aspectos más complejos de toda la biología. Otro ejemplo botánico sirve como ilustración: Los bosques tropicales caducifolios, repositorios de mucha de la biodiversidad endémica de nuestro país, albergan muchos árboles con capas externas de corteza que se desprenden en tiras de color rojo o amarillo brillante (figura 5). Muchos de estos árboles pertenecen al género *Bursera* y son conocidos en muchas partes del país como cuajotes, palabra de derivación náhuatl que significa “árbol con lepra”. ¿Qué función tiene la corteza exfoliante? La respuesta típica es que, al renoverse la corteza continuamente, las plantas epífitas, como bromelias, matapalos u orquídeas, no pueden establecerse en las ramas de los cuajotes, que evitan así la carga mecánica que representarían las epífitas. No obstante, esta no es la única explicación posible. La capa de la corteza que se descarapela en los cuajotes se llama felema; la capa inferior inmediata se llama felodermis y es conspicuamente verde por la presencia de cloroplastos que son los organelos de las plantas que llevan a cabo la fotosíntesis (figura 5A). Una capa gruesa de felema no permitiría la llegada de luz a la felodermis, y desde este punto de vista se puede ver a la corteza exfoliante como una adaptación que facilita la fotosíntesis de los tallos. Otros investigadores han postulado que los

colores llamativos de la corteza siempre renovada de los cuajotes atraen a los dispersores de sus frutos; estas explicaciones son muy interesantes pero tienen un problema: no explican por qué también hay corteza exfoliante en las raíces (figura 5B). No obstante, algunos científicos propusieron una explicación argumentando que esta capa exfoliante brinda un ambiente húmedo y protege a las raíces de los herbívoros subterráneos. No todas estas explicaciones pueden ser correctas, porque plantean fenómenos completamente distintos, e incluso algunas se contradicen. ¿Cuál de todas estas explicaciones es la correcta?

Figura 2. Adaptaciones en hábitats insulares extremos. **A.** Las aguas de las pozas de Cuatro Ciénegas, Coahuila, carecen notablemente de fósforo, un componente esencial del DNA. Se ha postulado que el genoma sumamente reducido del bacilo endémico *Bacillus coahuilensis* representa una adaptación a la vida en este ambiente carente de fósforo (foto: Valeria Souza). **B.** *Uta tumidarostra* habita una pequeña isla rocosa en el norte del golfo de California, en donde escasean los insectos. Estas lagartijas esquivan las olas en la zona intermareal para cazar su presa principal, la cochinilla de mar *Ligia* spp., que las lleva a tener una dieta muy alta en sal. La mancha blanca que se aprecia en el hocico de esta lagartija es la sal que ha sido expulsada por la nariz. El hocico de *U. tumidarostra* está hinchado por la presencia de las enormes glándulas secretoras de sal; se cree que la selección natural ha favorecido glándulas secretoras de sal muy grandes y activas en esta especie, como una adaptación que permite una dieta alta en sal.



Con el ejemplo de la función de la corteza exfoliante ilustramos la gran paradoja del estudio de la adaptación. Por un lado, la realidad de la adaptación es quizás la observación más clara y contundente de la naturaleza; pero por otro, muchas veces es imposible elegir de entre muchas explicaciones alternativas. Las preguntas del porqué de una estructura son fáciles de contestar para objetos hechos por las personas, pero son sumamente complejas, y por lo tanto interesantes, cuando las aplicamos a los organismos. Una razón para este fuerte contraste es que los objetos hechos por las personas pueden ser fácilmente

descompuestos; resulta trivial reconocer los tornillos y las tablas que conforman un mueble, pero ¿cómo se puede saber si las “partes” que reconocemos en los organismos corresponden a unidades evolutivas reales?; ¿cómo se puede hablar de la “función” de una estructura en los organismos, que carecen tanto de diseñador como de constructor? Estas son preguntas, junto con la diversidad de formas y funciones en el mundo natural, que vuelven a la adaptación uno de los temas de mayor interés en la biología evolutiva. En este capítulo se exploraran algunas de las respuestas a las preguntas que se han formulado. Al mismo tiempo, se señalan algunos puntos no resueltos que representan campos fértiles de investigación para el futuro.

Figura 3. Adaptaciones antidepredadores en las cactáceas. **A.** *Ariocarpus retusus* (flechas) del desierto chihuahuense en San Luis Potosí, Nuevo León, Coahuila, Tamaulipas y Zacatecas, carece de las espinas típicas de los cactus que evitan la herbivoría. Se cree que es el mimetismo -las plantas son sumamente inconspicuas entre las piedras- lo que disminuye la herbivoría en estas plantas. **B.** Otro cacto de ese mismo desierto, el peyote, *Lophophora williamsii*, también carece de espinas, pero está repleto de alcaloides como la mezcalina que se supone puede representar un compuesto de defensa. **C.** *Coryphantha bumamma* es uno de los pocos cactus globulares que habita los bosques tropicales caducifolios de Morelos y Guerrero. Estas plantas están revestidas de espinas gruesas; se suele decir que las espinas son una adaptación que evita la herbivoría. Otros autores sugieren que protegen a las plantas del sol o que amortiguan el efecto desecante del viento (véase el cuadro 1: la subdeterminación).

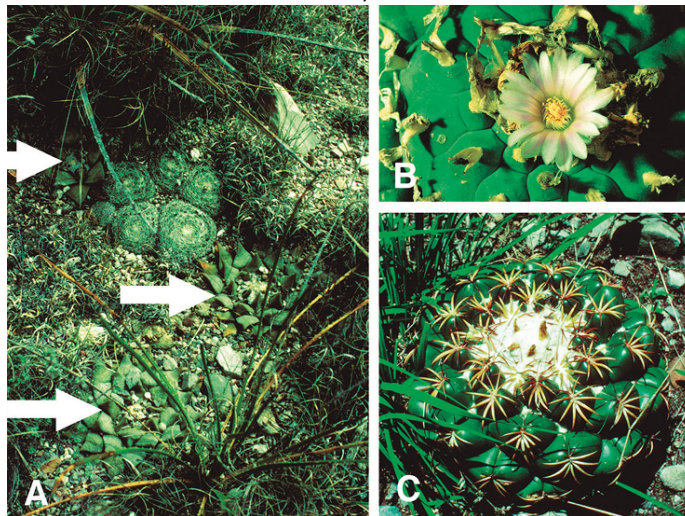


Figura 4. Mimetismo en Membracidae. Los insectos de la familia Membracidae presentan casos sorprendentes de mimetismo, lo que se interpreta como una adaptación para disminuir la depredación. Todos estos ejemplos pertenecen al bosque tropical caducifolio de Chamela, en la costa de Jalisco. *Sphongophorus hoffmanni* (A) *S. ballista* (B) y *S. latifrons* (C) viven en la corteza de árboles y arbustos, y son muy difíciles de encontrar pues mimetizan en un grado asombroso las irregularidades de la corteza, hongos o ramitas muertas. De la igual manera, esta *Umbonia* sp. (D) se asemeja a espinas en los tallos de las plantas. Fotos Enrique Ramírez García.

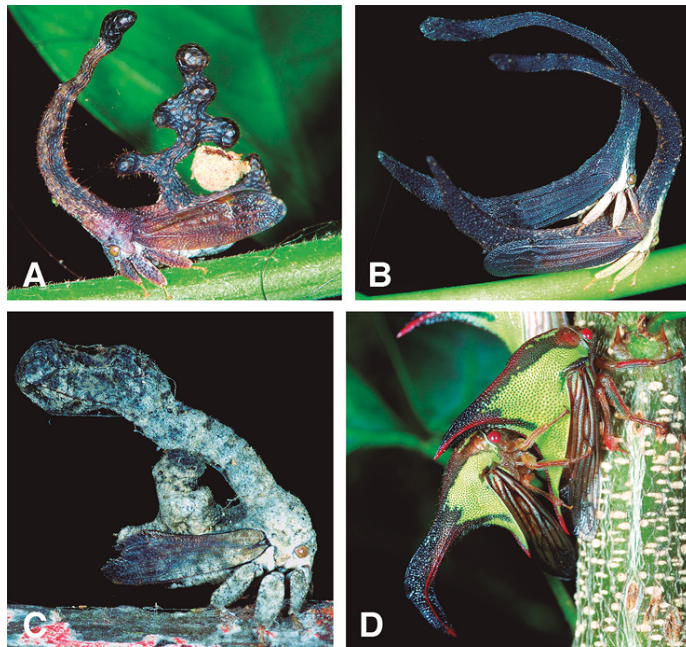
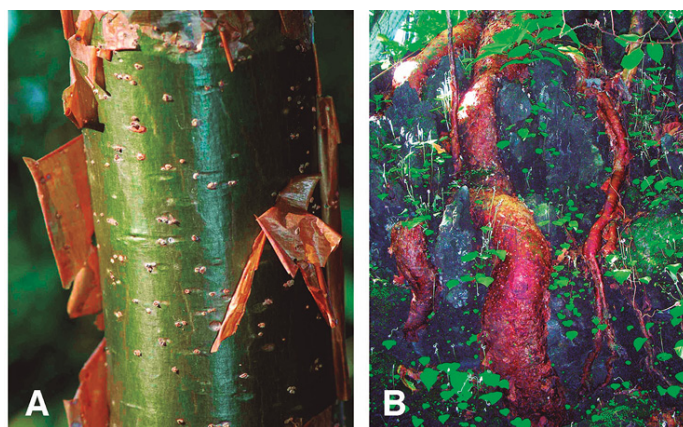


Figura 5 ¿Adaptaciones para qué? La corteza exfoliante en árboles del bosque tropical caducifolio. En muchos árboles de los bosques tropicales secos, como en *Bursera instabilis* de la costa del Pacífico mexicano, la corteza externa se descarapela en tiras (A). Las capas más internas de la corteza contienen cloroplastos. Se ha explicado la presencia de la corteza exfoliante como una adaptación que permite la fotosíntesis en toda la superficie del tallo. Por otro lado, se ha postulado como una adaptación que libra al árbol de plantas epífitas o incluso como una adaptación para atraer con colores vivos dispersores de sus frutos. Ninguno de estos planteamientos nos dice porqué encontramos corteza exfoliante en las raíces, como en este ejemplar de *Bursera ovalifolia* en Guerrero (B).



¿Qué es la adaptación?

El término "adaptación" suele referirse a características morfológicas, fisiológicas o conductuales que aumentan la adecuación de sus portadores con respecto a

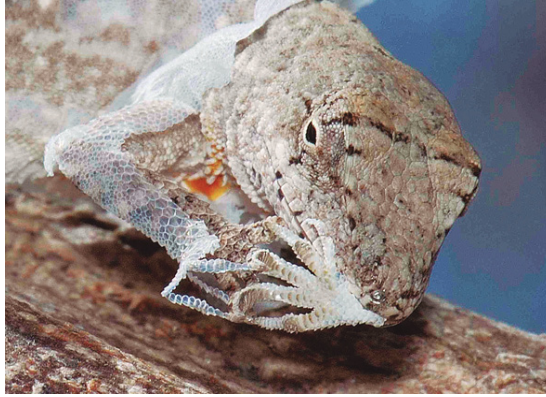
configuraciones alternas de la característica. La “adecuación” es un índice de la capacidad reproductiva diferencial de variantes en una población que consta de tres componentes:

- La supervivencia. Para poder dejar descendientes, es necesario sobrevivir hasta la edad reproductiva.
- Éxito reproductivo. Además de sobrevivir hasta la edad reproductiva, para producir descendencia los individuos deben encontrar pareja y aparearse, o en el caso de organismos asexuales, ser capaces de reproducirse.
- Fecundidad. Este término se refiere al número de descendientes del individuo.

Se considera que la selección natural es el proceso que conlleva el ajuste entre la forma y la función de los organismos, es decir, las adaptaciones. Este proceso se llama también adaptación. Las condiciones necesarias para que se dé la selección natural también son tres:

- Variación. Los miembros de una población difieren entre sí en alguna característica. Se hace referencia a esta idea cuando se habla de variantes en una población.
- Heredabilidad. La variación entre individuos tiene que ser heredable.
- Impacto en la adecuación. Si las variantes heredables entre individuos están asociadas a diferencias en su adecuación, entonces algunas variantes aumentarán su representación en la población.

Figura 6. Almohadillas dactilares en *Anolis*. Las especies del género *Anolis* tienen cojines formados por miles de pelos finísimos. En esta foto se aprecia un *A. nebulosus* cambiando la piel de las almohadillas de los dedos en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco. Estas almohadillas adhesivas permiten a estas lagartijas subir superficies lisas y se cree que representan una adaptación para la vida en los árboles. Foto Enrique Ramírez García.



El estudio de la adaptación: tres métodos principales

El estudio de la adaptación se complica porque en los casos más interesantes es imposible verificar si nuestro grupo de interés y el carácter que estamos estudiando cumplen con las tres condiciones necesarias para observar la selección natural, así como con los tres componentes de la adecuación. Por ejemplo, las lagartijas del género *Anolis*, que se encuentran en todo el territorio tropical de México, así como en el Caribe y en buena parte de Sudamérica, tienen dedos provistos de almohadillas adhesivas (figura 6); las puntas de sus dedos presentan ensanchamientos revestidos de lamelas, las cuales a su vez terminan en fibras que ramifican múltiples veces, como las cerdas de una escoba. La gran cantidad de fibras en los dedos de *Anolis* aumentan la superficie de contacto considerablemente y con ello las fuerzas de atracción de van der Waals. Este cúmulo de pequeñas fuerzas de atracción permite a las lagartijas subir superficies lisas, característica que se ha interpretado como una adaptación ventajosa para la vida en los árboles. De acuerdo con la definición de adaptación, para determinar si las almohadillas son adaptativas, habría que comparar el desempeño de individuos con y sin cojinetes de una misma población, para saber si los individuos con esta característica presentan una adecuación mayor. No obstante, las almohadillas están presentes en todas las especies de *Anolis*. Cuando un rasgo está presente en toda la especie, se dice que es un carácter fijo. La presencia de almohadillas es, entonces, un carácter fijo en todas las especies del género. Si bien parece obvio que las almohadillas son adaptaciones a la vida en los árboles, nos resulta imposible medir las diferencias en adecuación asociadas a la presencia o ausencia de almohadillas por el simple hecho de que no se observa dicha variación. Para resolver este tipo de problemas se han desarrollado tres enfoques principales: el de la convergencia, el de la optimalidad y el poblacional. En este capítulo se analizan brevemente algunas ventajas y desventajas importantes de cada uno de ellos.

Figura 7. Convergencia entre animales mexicanos y sus contrapartes en África, Asia y Australia. Se cree ver la acción de la adaptación cuando se observan estructuras orgánicas parecidas en ambientes similares resultantes de ancestros distintos. La fauna ofrece muchos ejemplos de convergencias potenciales con animales en otras partes del mundo. En esta figura los animales mexicanos se muestran a la izquierda y sus contrapartes del resto del mundo a la derecha. (A) Las serpientes de cascabel de las zonas arenosas del noroeste de México, como *Crotalus cerastes*, de la subfamilia Crotalinae (izquierda; foto Gary Nafis), se parecen en su tamaño, locomoción y hasta en los ‘cuernos’ de los ojos, a *Cerastes cerastes* (foto Aviad Bar) y a otros miembros de la subfamilia Viperinae del norte de África y el Medio Oriente. (B) Las lagartijas del género *Phrynosoma*, como *P. asio* de Jalisco (izquierda), al igual que *Moloch horridus* de Australia (foto Jane Melville), son lagartijas medianas, lentas, de cuerpo ancho, recubierto de espinas, que se alimentan exclusivamente de hormigas. (C) Los colibríes, como *Archilochis colubris* mexicano (izquierda; foto Brad Weinert), son aves de plumas vistosas e iridiscentes que sorben néctar de flores y pertenecen a la familia Trochilidae; en África y Asia las aves análogas pertenecen a la familia Nectariidae, como *Leptocoma sperata* de Singapur (foto K. C. Tsang). (D) Las enormes orejas de *Vulpes macrotis* (izquierda; foto Rurik List) radian calor y ayudan a esta zorrita a regular su temperatura en el calor extremo de los desiertos del norte de México. En un pariente distante, el fennec (*Vulpes zerda*) del Sahara y la península Arábiga, se encuentran características casi idénticas (foto Carolina Valdespino). (E) Las ratas canguro nocturnas de los desiertos del noroeste de México y se caracterizan por sus patas traseras muy grandes que les permiten largos brinco. Estas ratas se equilibran con su larga cola. La función renal de estos roedores es tan eficiente que obtienen el agua que necesitan de semillas y otros alimentos sin la necesidad de tomar agua. Las ratas canguro tienen sus contrapartes en los desiertos de África y Asia en sus parientes lejanos, las jerboas, como este *Jaculus jaculus* (Dipodydae) de Kuwait (foto Mike Pope).

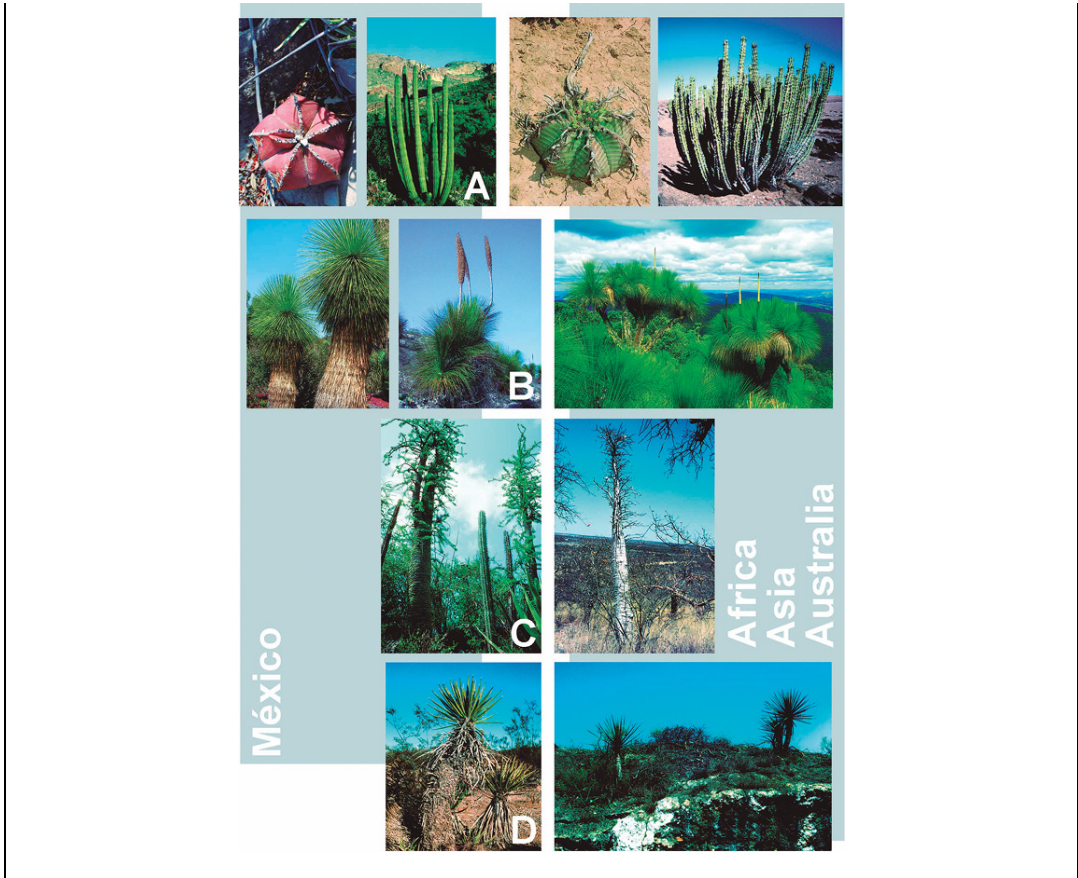


La convergencia

El método más ampliamente utilizado para estudiar las adaptaciones es el de la convergencia. Como se verá más adelante, los otros métodos también hacen referencia a la convergencia para fortalecer sus conclusiones; por lo tanto, se puede considerar que la convergencia es el principal método para el estudio de la adaptación. En su forma más general, este método se fundamenta en la idea de que características similares en organismos lejanamente emparentados, pero que habitan ambientes parecidos, es muy probable que representen adaptaciones. Esta afirmación se basa en el supuesto de que en ambientes parecidos la selección natural debe favorecer respuestas similares en los organismos. En México hay múltiples ejemplos de organismos muy similares a otros en otras partes del mundo que habitan en ambientes similares, pero que no se encuentran cercanamente emparentados. Estos ejemplos abarcan tanto animales (figura 7) como plantas (figura 8).

Quizás el ejemplo más significativo en el mundo de la convergencia es aquel entre las Cactaceae de México y las plantas de forma parecida en los desiertos y bosques tropicales secos de África (figura 8A). Es igualmente significativo el hecho de que no se encuentren suculentas en selva alta o en los polos. De estas observaciones se concluye que el hábito suculento es una adaptación a la vida en los desiertos calientes del mundo.

Figura 8. Convergencia entre plantas mexicanas y sus contrapartes en África, Asia y Australia. Al igual que en los animales (figura 7), podemos encontrar múltiples ejemplos de convergencia entre plantas mexicanas y plantas no emparentadas en otras partes del mundo. En esta figura las plantas mexicanas se muestran a la izquierda y sus contrapartes a la derecha. (A) Uno de los casos más citados de convergencia es el de los cactus de América y las plantas del género *Euphorbia* de África. A la izquierda encontramos dos cactus mexicanos: el diminutivo falso peyote *Astrophytum asterias*, de Tamaulipas y Texas, y *Stenocereus thurberi*, del desierto sonorense. A la derecha se observa *Euphorbia meloformis*, del matorral xerófilo del Pequeño Karroo en Sudáfrica (foto Gerhard Marx) y *E. virosa* del desierto del Namib en Namibia; a pesar de su similitud en forma con las cactáceas, ambas especies están más cercanamente emparentadas con la nochebuena, *E. pulcherrima*. (B) Las plantas mexicanas *Yucca queretaroensis* y *Dasyliirion longissimum* (foto Abisaí García), son a simple vista prácticamente indistinguibles de miembros de la familia Xanthorrhoeaceae, de bosques y matorrales australianos. Aquí se aprecian árboles de *Xanthorrhoea australis* en el Parque Nacional Barrington Tops en New South Wales, Australia (foto Ken Beath). (C) Otro ejemplo de plantas no emparentadas incluye a *Fouquieria purpusii* (Fouquieriaceae), cuyo tronco enormemente ensanchado para almacenar agua confiere un aspecto extraño a los bosques tropicales caducifolios del sur del Valle de Tehuacán, en Puebla, y de Oaxaca. En su fisionomía general esta especie es prácticamente indistinguible de *Pachypodium lealii* (Apocynaceae) de Namibia. (D) Asimismo, *Yucca schidigera* en el desierto de Baja California encuentra su análogo en *Dracaena serrulata* en el sur de Omán, en el sureste de la península Arábiga, cerca de la frontera con Yemen.

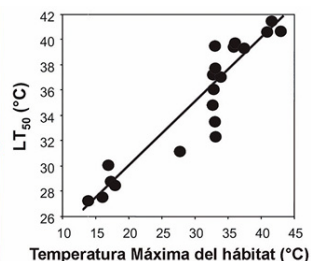


Este tipo de razonamiento subyace quizás en el reconocimiento de la mayoría de las adaptaciones. Por ejemplo, se observa que peces, ballenas, focas, ictiosauros, insectos acuáticos, calamares y otros organismos acuáticos de movimiento rápido, presentan formas hidrodinámicas que minimizan la resistencia del organismo al desplazarse por el líquido. De ello se concluye entonces que esta forma es una adaptación a la vida en el agua. De igual manera todos los animales capaces de volar cuentan con alas de lo cual se concluye que las alas son una adaptación a la vida en el aire.

Actualmente el método de la convergencia tiene una expresión conocida como el método comparativo filogenético que es un intento por implementar el método de la convergencia de manera cuantitativa (Rezende y Garland, 2003). El procedimiento para aplicar este método es el siguiente: generamos una hipótesis sobre el valor adaptativo de una característica en un grupo de organismos. Por ejemplo, en las costas del Pacífico mexicano es común encontrar pequeños cangrejos del género *Petrolisthes* que habitan entre las ramas del coral, abajo de las piedras o en grietas, y desde aguas relativamente profundas hasta la zona litoral (figura 9A); como muchas de las especies que viven cerca de la orilla del mar, las *Petrolisthes* ocupan distintos estratos de acuerdo a la profundidad.

Algunas sólo se encuentran entre las ramas de los corales, los cuales crecen por debajo del nivel mínimo de la marea, y otras se encuentran en la zona intermareal, quedando expuestas durante la marea baja. Conforme cambia la profundidad estudiada observamos una sucesión en las especies de *Petrolisthes*, hasta llegar a la zona más alta y expuesta, donde comúnmente los cangrejos se encuentran en pozas de agua que pueden permanecer aisladas del mar por varias horas o incluso días. Conforme vamos subiendo de las profundidades a la zona intermareal, el ambiente térmico se vuelve más extremo, por lo que se esperaría que la selección natural favoreciera la capacidad de tolerar temperaturas cada vez más altas en las zonas más expuestas. Stillman (2002) comparó la tolerancia térmica de diferentes especies de *Petrolisthes* que ocupan distintas profundidades en las costas del Pacífico, y que en consecuencia experimentan diferentes temperaturas ambientales; encontró una relación positiva significativa entre las variables X y Y (figura 9B), de lo cual concluyó que sus resultados eran congruentes con la predicción de que la capacidad de resistir temperaturas altas debería ser una característica adaptativa en zonas con temperaturas extremas del litoral.

Figura 9. El método comparativo filogenético y la tolerancia térmica en cangrejos. Los cangrejos del género *Petrolisthes*, como *P. edwardsii* del golfo de California (foto Alejandro Villalobos), frecuentemente presentan colores vivos y patrones de coloración complejos. Sus especies ocupan ambientes que van desde la zona profunda en donde crece el coral, hasta las pozas expuestas en las orillas rocosas. Las especies que viven más cerca de la orilla están expuestas a regímenes de temperatura más extremos. En la gráfica vemos cómo Stillman (2002) sometió a prueba la hipótesis de que las especies que viven en zonas más expuestas de la orilla presentan una mayor resistencia a temperaturas altas. Las especies de hábitats más calurosos resisten mejor las temperaturas altas (LT₅₀ es la temperatura a la cual la mitad de los animales en el experimento murieron). Se utilizó el método comparativo filogenético para tomar en cuenta la falta de independencia estadística entre especies emparentadas.



El método utilizado por Stillman es un ejemplo del método comparativo porque no llegó a sus conclusiones con un experimento de laboratorio, sino a través de comparaciones entre distintas especies. Se le agrega el calificativo de filogenético cuando el método comparativo incorpora información acerca del parentesco de las especies al estimar la asociación estadística entre variables. Cada punto en la regresión en la figura 9B representa una especie. Las técnicas

estadísticas estándar suponen que hay independencia entre estos puntos. Sin embargo, se sabe que las especies más cercanamente emparentadas tienden a parecerse más entre sí que las especies lejanas. Es por esto que cuando se analizan datos comparativos se viola el supuesto de independencia, tan importante para los análisis estadísticos en general. Los diferentes métodos comparativos filogenéticos han sido desarrollados para tener en cuenta esta falta de independencia entre los datos mediante diferentes trucos estadísticos (véase por ejemplo Martins y Hansen, 1996).

Más importante que discutir el método estadístico detrás del método comparativo filogenético elegido por Stillman, es entender porqué el estudio de *Petrolisthes* se puede considerar un estudio de la convergencia. Hay que recordar que se infiere adaptación cuando en ambientes similares las especies se parecen; tanto los atunes como los ictiosauros tienen una forma hidrodinámica, misma que es interpretada como una adaptación a la vida acuática que demanda movimientos rápidos. En el contexto del método comparativo filogenético, nuestra hipótesis adaptativa puede ser traducida a una relación estadística entre variables. La relación en la figura 9B se puede describir con la ecuación de la recta: $y=mx+b$. Esta ecuación nos indica que la tolerancia máxima del cangrejo (la variable de respuesta, y) se puede predecir a partir de la temperatura máxima de su hábitat (la variable independiente, x) multiplicada por la pendiente m , más la ordenada al origen b . Es aquí donde se llega al punto más importante: no se ha dicho nada acerca del parentesco de los animales. Este método habla de convergencia porque, en efecto, dice que “una especie que vive en las condiciones X presentará la característica Y independientemente de su parentesco.” Dicho de otra manera, en una situación de convergencia el ambiente nos indica el fenotipo que debemos esperar en el organismo.

Figura 10. La relación forma-función. Muchas veces es posible observar fuertes correlaciones entre la forma de estructuras orgánicas y sus funciones. En el caso del isópodo *Cymothoa exigua* (A; foto M. R. Gilligan, cortesía de R. Brusca) y de *Cyamus scammonii* (B), sus garras recurvadas sugieren que estos animales viven agarrados de algo; en el caso de *C. exigua* es de la base de la lengua de huachinangos y a la piel de ballenas en el caso de *C. scammonii*.



La optimalidad

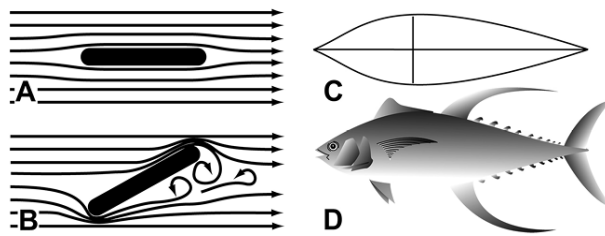
Como se ha mencionado, una de las observaciones más sobresalientes de la historia natural es la correspondencia entre la forma de una estructura biológica y su función. Por ejemplo, las ballenas grises (*Eschrichtus robustus*) que llegan cada invierno a las bahías calientes y saladas en el noroeste de México traen consigo pequeños pasajeros que, si bien se llaman piojos marinos, son en realidad crustáceos anfípodos. Estos organismos cuentan con garras largas, encorvadas y afiladas, y patas largas y fuertes que les permite aferrarse a la piel de las ballenas (figura 10). Estos crustáceos deben sujetarse fuertemente y resistir el impacto del agua cuando las ballenas realizan saltos, o la abrasión cuando estos organismos se aparean o rozan el fondo marino al alimentarse. Otros crustáceos que exhiben una fuerte relación entre su forma de vida y el diseño de su cuerpo son los isópodos “lengua” de la costa del Pacífico mexicano (*Cymothoa exigua*). Estos animales invaden las bocas de los huachinangos (*Lutjanus* spp.) y devoran sus lenguas con mandíbulas afiladas, dejando únicamente la base muscular (figura 10). Como si esto no fuera suficiente, el animal se aferra a la base de la lengua con sus garras encorvadas y se vuelve residente permanente de la boca del malaventurado pez. El caparazón reforzado y la forma del isópodo le permite funcionar como lengua postiza para el huachinango, único caso conocido de un animal que funge como parte prostética de otro organismo. Esta relación se conoce únicamente del Pacífico mexicano. Es en este sentido que se menciona la forma y la función: los piojos marinos, así como los isópodos devoradores de lenguas, tienen morfologías altamente correlacionadas con su forma de vida.

El estudio de la adaptación desde el punto de vista de la optimalidad sigue el siguiente razonamiento: la fuerte correspondencia entre la estructura y la función de una estructura se debe a la selección natural, la cual debería llevar a las poblaciones a morfologías óptimas. Si esto es cierto, entonces una prueba de la acción de la selección natural, y por ende de la adaptación, consiste en demostrar

que una morfología observada se aproxima a la morfología predicha a partir de principios básicos, por ejemplo de la física: podemos postular que la forma del cuerpo de los atunes es una característica adaptativa que les permite a estos depredadores alcanzar velocidades de entre 40 y 70 km/h. A partir de principios físicos básicos es posible determinar qué forma corporal alcanzaría un desempeño hidrodinámico óptimo y compararla con la que presenta el atún. Para ello hay que tener en cuenta diversas consideraciones: primero, la viscosidad del agua ofrece resistencia al paso de un objeto;segundo, por cohesión y tensión el agua se “pega” a los objetos, causando aún más resistencia a su paso. Cuando un objeto pasa por el agua sin crear remolinos se habla de flujo laminar, el cual está asociado a mucho menor resistencia que el flujo turbulento, que resulta de la formación de muchos pequeños remolinos producidos por el paso de un objeto de forma irregular. Cada remolino contribuye a aumentar la resistencia al paso del objeto por el agua (figura 11). Si alguien está sumergido en el mar o en una alberca y flexiona su mano dándole la forma de un arco, sentirá los remolinos del flujo turbulento que provoca al moverla. El flujo turbulento requiere una inversión más grande de energía que el flujo laminar, por lo que es menos eficiente; por lo tanto se esperaría que un animal acuático rápido, como el atún, presente una forma que minimice la resistencia del agua al pasar y que minimice el flujo turbulento. Cálculos hidrodinámicos muestran que un objeto que ha de desplazarse a gran velocidad por el agua minimiza su resistencia si se desplaza por su eje longitudinal y si está adelgazado en sus extremos. Además, su paso por el agua será más eficiente si su longitud es 4.5 veces su altura máxima y si su altura máxima se encuentra en el tercio anterior del cuerpo. Esta forma, también conocida como “fusiforme” (del latín “forma de huso”), se convierte en la siguiente hipótesis: si la selección natural conlleva a una forma óptima para el movimiento rápido en el agua, entonces se espera que los atunes se aproximen a la forma descrita. Al medir atunesse ha encontrado que, efectivamente, presentan un cuerpo alargado, adelgazado en los extremos, con una longitud equivalente a 4.5 veces la altura máxima del cuerpo, la cual se ubica a un tercio de la longitud del cuerpo (véase Vogel 2003). Es difícil imaginar otro proceso que produzca una concordancia tan acertada entre nuestra predicción física y la morfología observada en estos peces que no fuera la selección natural. Por lo tanto, es posible concluir que la explicación más probable de la forma de los atunes es la selección natural.

Figura 11. Forma y función: formas hidrodinámicas. Desplazarse a través de un flujo laminar (A) es mucho más fácil que a través del flujo turbulento (B). Manteniendo una misma velocidad al pasar por el agua, un organismo gasta menos energía si su forma minimiza la turbulencia que provoca al pasar por el fluido. Una forma fusiforme (C) es la que minimiza mejor la turbulencia y los depredadores acuáticos rápidos, como los ictiosauros, las ballenas y los atunes (D), tienden a presentar esta forma. Cuando la forma o el comportamiento de un organismo se corresponde

muy cercanamente a las predicciones, en este caso de la mecánica de fluidos, suele tomarse como evidencia a favor de la adaptación por selección natural.



Se suele criticar el método de la optimalidad por suponer que la selección natural produce estructuras globalmente óptimas, es decir, las mejores imaginables o las optimizadas en todos sus aspectos. Por ejemplo, la zorrilla de los desiertos del norte de México, *Vulpes macrotis*, recibe su epíteto específico por el gran tamaño de sus orejas. Se supone que las orejas ayudan a radiar el calor en los hábitats calurosos que ocupan estos animales. Si esto es cierto, entonces la capacidad para radiar calor debe ser proporcional al tamaño de las orejas. Si unas orejas grandes, como las de la zorrilla ubicada a la izquierda en la figura 12, radían más calor que las orejas de menor tamaño que se observan a la derecha en la misma figura, ¿por qué no se observan en la naturaleza? La respuesta es que las orejas no son la única parte del animal sujeta a la acción de la selección natural; por el contrario, forman parte de un todo multifuncional: el animal no sólo tiene que disipar calor sino también escuchar a sus presas y correr entre los arbustos; unas orejas de tamaño excesivo impedirían estas actividades. En todo organismo existe una “negociación” entre sus partes y es erróneo pensar que las estructuras se optimizarán de manera independiente de las demás (Parker y Maynard Smith, 1990).

Figura 12. Integración de las funciones de las estructuras orgánicas y disyuntivas en la asignación de recursos. La zorrilla *Vulpes macrotis* de los desiertos mexicanos disipa calor gracias a la gran superficie de sus orejas grandes (izquierda). Si las orejas grandes radian bien el calor, entonces las orejas inmensas seguramente lo harían mejor. No obstante, las orejas enormes requerirían una inversión muy grande de recursos, estorbarían al animal y representarían un peso importante (derecha). La selección natural no llega a condiciones óptimas para cada característica por separado, sino que se produce una ‘negociación’ entre todas las funciones.

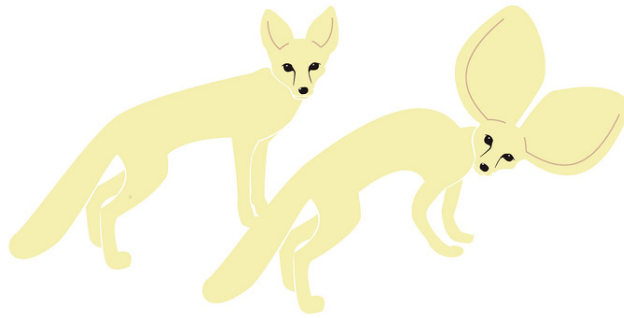
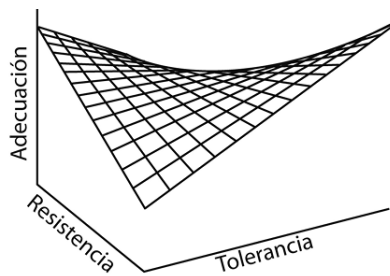


Figura 13. Una superficie de adecuación y modelos de optimalidad. El modelo $\text{Adecuación} = \text{Beneficios}(R, T) - \text{Costos}(R, T)$ describe una superficie con dos picos adaptativos, zonas en donde la adecuación es máxima. Un pico corresponde a una asignación total de recursos a la resistencia y otro pico que corresponde a la tolerancia total a la herbivoría por parte de la planta. En este modelo no encontramos picos en las zonas intermedias. Fornoni *et al.*, (2004) construyeron un modelo con relaciones más complejas entre las variables R y T , y encontraron otros picos adaptativos que se corresponden con mezclas de estrategias de resistencia y tolerancia a la herbivoría.



Esta crítica al uso de la optimalidad en el estudio de la adaptación es un poco injusta, pues en la mayoría de sus implementaciones el objetivo de este método es tener en cuenta una serie de variables e identificar la combinación que maximizaría la adecuación teniendo en cuenta la negociación entre múltiples caracteres o funciones. Un ejemplo de esto es el estudio de Fornoni y colaboradores (2004) sobre la evolución de las diferentes respuestas de las plantas a la herbivoría. En la perspectiva ecológica tradicional hay dos estrategias alternas contra la herbivoría, la tolerancia y la resistencia. Las plantas tolerantes se dejan comer por los herbívoros. Al no invertir en costosos sistemas químicos o mecánicos que impidan la depredación, las plantas tolerantes pueden asignar estos recursos a crecimiento adicional y a la reproducción. En cambio, las plantas resistentes asignan cantidades considerables de recursos a la producción de sustancias tóxicas o estructuras que las protejan de la herbivoría por medios mecánicos, como paredes celulares muy gruesas o cristales duros, o bien gomas o látex. Siempre se ha supuesto que la tolerancia y la resistencia representan estrategias contrarias, completamente incompatibles la una de la otra. En

términos de una gráfica en donde la adecuación está en el eje Z, veríamos dos puntos altos (picos adaptativos) que corresponderían a la asignación total de recursos a la resistencia o a la tolerancia (figura 13). Es decir, se espera que la selección natural tienda a llevar a cada especie a una estrategia de tolerancia o de resistencia, pero no a combinaciones de estrategias porque estarían asociadas a niveles de adecuación subóptimas.

Fornoni y colegas (2004) construyeron un modelo computacional en donde modelaron la adecuación asociada a distintas combinaciones de resistencia y de tolerancia. Los modelos pueden tomar muchas formas. En el caso de Fornoni *et al.*, (2004) el modelo es una ecuación que corresponde a la situación descrita anteriormente, en donde se esperan estrategias de tolerancia o de resistencia pura, y tiene la siguiente forma:

$$\text{Adecuación} = \text{Beneficios}(R, T) - \text{Costos}(R, T),$$

en donde R y T representan la cantidad de recursos que una planta asigna a la resistencia o a la tolerancia. Los trabajos realizados en este ámbito permitieron relaciones muy sencillas en las formas de las funciones matemáticas de $\text{Beneficios}(R, T)$ y $\text{Costos}(R, T)$. Se puede ver así que si una planta tienen una cantidad X de recursos, lo que asigna a la tolerancia o a la resistencia se resta de lo que se puede asignar a la otra. Dicho de otra manera, $X=R+T$, y se dice que hay una relación lineal entre las variables R y T . No obstante, en la naturaleza es común encontrar relaciones no lineales entre variables. Es por ello que Fornoni *et al.*, permitieron relaciones mucho más complejas entre las dos funciones. Lo que encontraron fue sorprendente: bajo determinadas condiciones, ciertas combinaciones de resistencia y de tolerancia podían presentar valores de adecuación más altos que estrategias de pura resistencia o de pura tolerancia, y la estrategia óptima dependía del ambiente. Fornoni *et al.*, contrastaron este modelo con datos de herbivoría en toloache (*Datura stramonium*), que sugerían que los costos de la tolerancia varían entre distintos ambientes. Esta observación era congruente con las predicciones de su modelo. Este ejemplo muestra que los modelos de optimalidad pueden hacer explícitas las expectativas acerca de los elementos relevantes del proceso evolutivo y pueden generar predicciones acerca de lo que se debería observar si el modelo describe adecuadamente a la especie bajo estudio.

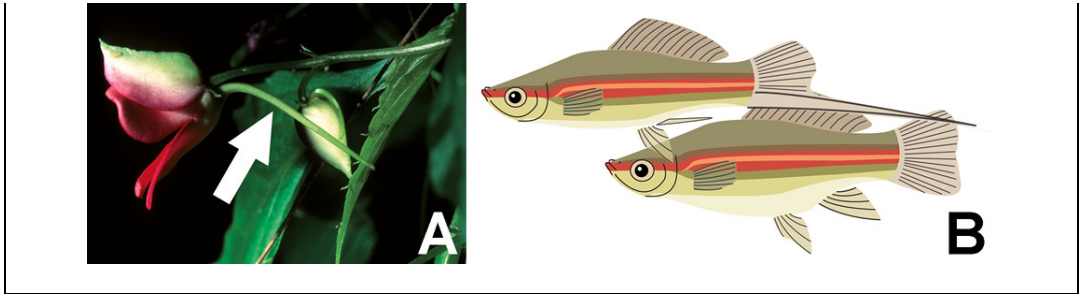
Estudios poblacionales y experimentales

El tercer método para estudiar la adaptación parte del estudio directo de los componentes de la adecuación, así como de una evaluación de los criterios necesarios para observar la selección natural. Esto se hace estudiando la variación en un carácter dentro de una especie, como es el caso del estudio de Travers *et*

al., (2003) de *Impatiens*, un género grande de plantas herbáceas, generalmente tropicales. Aunque en México normalmente se cultivan especies exóticas de este género, conocidas como “belenes”, existen también varias especies nativas e incluso endémicas del país. El estudio detallado llevado a cabo por Travers *et al.*, (2003) se centró en los espolones de las flores de *Impatiens*. El espolón es una proyección tubular de la parte posterior de la flor que contiene glándulas secretoras de néctar (Figura 14A). Ciertos polinizadores, como los colibríes, buscan con sus picos y sus lenguas hasta las profundidades de los espolones para sacar la máxima cantidad de néctar posible. Espolones más largos o más curvos podrían dificultar la extracción del néctar de la flor y, por lo tanto, el tiempo que un colibrí pasa en cada flor y la cantidad de polen que queda adherido a su cabeza.

Travers *et al.*, (2003) notaron que algunas poblaciones de *Impatiens* presentan precisamente este tipo de variación: distintos individuos dentro de la misma población presentan diferentes grados de curvatura en el espolón. Esta situación, en donde un carácter importante para la adecuación presenta variación entre los individuos de una población, es ideal para estudiar la adaptación. Los autores investigaron si la curvatura del espolón podría ser un carácter sujeto a la selección natural, es decir, si presentaba variación dentro de la población, si esta variación era heredable y si la variación estaba asociada a diferencias en la adecuación. Primero midieron las curvaturas de los espolones en cientos de flores para documentar el rango de variación en el carácter. Segundo, realizaron pruebas en invernadero en donde estudiaron su heredabilidad. Recolectaron plántulas en el campo y cuando florecieron midieron la curvatura de sus espolones. Sembraron semillas que fueron producto de la auto-fertilización y cuando estas plantas florecieron, mediante un análisis de regresión, pudieron ver hasta qué punto la curvatura en las flores de las plantas madre podía predecir la curvatura en los hijos, es decir, estimaron el grado de heredabilidad de este carácter. Los autores encontraron una pendiente significativamente distinta de cero, lo cual es una indicación de que la variación en la curvatura sí tiene una base heredable.

Figura 14. Estudios poblacionales y experimentales de la adaptación. (A) Travers *et al.*, (2003) estudiaron diferencias en el éxito reproductivo (un componente de la adecuación) asociadas a la variación en la curvatura de los espolones en las flores de *Impatiens* (flecha) y encontraron que espolones recurvados estaban asociados a niveles mayores de remoción de polen por parte de colibríes. (B) Basolo (1990) manipuló quirúrgicamente la longitud de la espada de *Xiphophorus helleri*, un pecesito común en aguas dulces y salobres en el sureste del país, y encontró que el tamaño de la misma es importante, ya que las hembras estaban más dispuestas a aparearse con machos de espada grande. Aquí se aprecia la espada del macho, arriba, y la hembra abajo.



Para estudiar la relación entre la variación en la curvatura de los espolones y la adecuación, Travers *et al.*, (2003) construyeron jaulas y colocaron plantas de *Impatiens* con diferentes grados de curvatura en sus espolones e introdujeron un colibrí a cada jaula. Dejaron que el colibrí se alimentara del néctar de una flor del *Impatiens* e inmediatamente después lo atraparon y le enjuagaron su cabeza para recuperar todos los granos de polen adheridos. Contaron los granos de polen y utilizaron esta cifra como índice del éxito reproductivo masculino asociado a distintas curvaturas del espolón; como ya se sabe, el éxito reproductivo es uno de los componentes de la adecuación. Estos investigadores encontraron que la cantidad de polen removida fue significativamente más grande (1.44 veces) en flores con espolones recurvados en comparación con espolones que estaban orientados en ángulo recto con respecto al eje longitudinal de la flor. Concluyeron que la curvatura de los espolones es una adaptación que aumenta la adecuación.

Un método análogo para estudiar la adaptación es el método experimental. Tiene en común con el método poblacional que se enfoca a los miembros de una sola especie, a diferencia del método comparativo, aunque generalmente se desarrolla en el laboratorio y no en poblaciones naturales, y por lo tanto, las presiones de selección son artificiales. En los ríos y manantiales del sureste de México es común encontrar un pecesito llamado “espadita” (*Xiphophorus helleri*) que come insectos y otros pequeños animales (figura 14B); los machos de esta especie suelen arrastrar una proyección en la parte inferior de la aleta caudal que les da su nombre científico (*Xiphophorus* quiere decir “portador de espada”) y durante mucho tiempo se supuso que la espada atraía a las hembras. Basolo (1990) manipuló de manera experimental los tamaños de las espadas y midió la respuesta por parte de las hembras; por ejemplo, midió la reacción de éstas ante un macho de espada pequeña; posteriormente, por medio de procedimientos quirúrgicos, aumentó la espada y encontró que las hembras pasaban más tiempo con machos con espadas grandes y que estaban más dispuestas a aparearse. Concluyó que en el éxito reproductivo, uno de los componentes de la adecuación se incrementó con el aumento del tamaño de la espada, lo que representa una adaptación mediada por la selección sexual en *Xiphophorus*.

Pros y contras de cada método

Cada uno de los métodos tiene tanto seguidores como detractores. En cuanto al método de la convergencia para estudiar las adaptaciones, las unidades principales de estudio son las especies, las cuales son el producto del proceso evolutivo natural; esta característica contrasta con los métodos experimentales en donde se estudian poblaciones artificiales, por ejemplo, cultivos en cajas de Petri.

El método comparativo tiene la ventaja de brindar grandes tamaños de muestras para apoyar sus conclusiones. Al comparar muchas especies en muchos ambientes puede alcanzar un mayor poder estadístico que aquellos estudios con una sola especie. Quizás es más importante el hecho de que el método comparativo estudia las especies en su contexto natural, es decir, es el único que examina directamente los productos de la selección natural a través del tiempo geológico; sin embargo, las críticas al método comparativo son numerosas. En general, en los estudios comparativos no se estudia el impacto de la variación del carácter de interés en la adecuación. En ocasiones el interés es estudiar un carácter fijo desde el punto de vista adaptativo, por ejemplo, las lamelas adhesivas en los dedos de los *Anolis*; pero todas las especies de *Anolis* cuentan con lamelas; por lo tanto, en estos casos es imposible estudiar el impacto de la variación del carácter en la adecuación porque el carácter no presenta dicha variación. Tampoco se puede estudiar la heredabilidad de los caracteres directamente, aunque sí se puede hacer inferencias acerca de su heredabilidad en el contexto de las reconstrucciones filogenéticas. Otra crítica es que, al estudiar distintas especies en lugar de diferentes poblaciones experimentales bajo condiciones controladas, las diferencias entre los caracteres que no están bajo estudio puede ser tan grande que las comparaciones entre especies tan distintas se vuelven inválidas.

El método de la optimalidad tiene la enorme ventaja de que representa a los organismos como resultado de la selección natural actuando en muchas direcciones, es decir, como una “negociación” entre partes, como en el ejemplo de las orejas de las zorritas. Este método no se centra en la identificación de una característica u otra como adaptación sino que trata de ver, dadas las múltiples consideraciones funcionales en competencia dentro de los individuos, cuál sería la mejor combinación. El método de la optimalidad es criticado porque busca la mejor asignación de recursos a una serie de estructuras o comportamientos que compiten con otros por esos mismos recursos. La mejor asignación se identifica a partir de modelos matemáticos, pero si no se incluyen todas las variables importantes, las predicciones que se generan pueden ser muy sesgadas y muy diferentes de la realidad. Un problema más serio aún es que la mejor morfología o asignación de recursos generada por nuestro modelo matemático nunca se ajusta de manera perfecta a nuestros datos empíricos. No se sabe qué tan cercanos tienen que estar los resultados empíricos respecto de la predicción para

concluir que lo observado está cerca del óptimo o no (véase cuadro 1).

Además, el estudio de la optimalidad termina casi siempre haciendo referencia al método de la convergencia para fortalecer sus conclusiones. Podemos construir un modelo matemático capaz de predecir con un alto grado de precisión la asignación de recursos de una especie; por ejemplo, la forma más eficiente para el atún aleta amarilla. No obstante, este modelo es de muy poca generalidad. Los científicos que estudian adaptaciones desde la perspectiva de la optimalidad tienden a preferir modelos menos precisos, pero que se aplican a más especies. Por ejemplo, se prefieren modelos que expliquen con menos precisión, pero con más generalidad, la forma de los atunes, los delfines, los ictiosauros y de otros depredadores acuáticos veloces. Si muchas especies no relacionadas se ajustan al modelo se considera que el éste es más consistente. Al final, el método de la optimalidad recurre al método de la convergencia.

En cuanto al método poblacional, se cuenta con la enorme ventaja de examinar directamente los componentes de la adecuación y las condiciones necesarias para observar la selección natural. La crítica más importante a este método es que únicamente puede estudiar caracteres que presentan variación dentro de las poblaciones. No obstante, los caracteres más impactantes e interesantes, por ejemplo la presencia de aletas en los peces, la endotermia en los mamíferos, los cinco dedos en las manos de los humanos y un sinnúmero de caracteres llamativos, y aparentemente adaptativos, no varían dentro de las poblaciones. Además, se supone que un carácter que tiene un impacto fuerte en la adecuación estará sujeto a fuertes presiones de selección, lo cual reduciría o incluso eliminaría su variación dentro de una población. Desde este punto de vista, los únicos caracteres que se pueden estudiar con el enfoque poblacional son aquellos tan poco importantes para la vida de los organismos portadores que no han llegado a fijarse en las poblaciones. Otros críticos plantean que no queda claro cómo se pueden extrapolar los resultados del método poblacional-experimental a una escala relevante para la evolución de las adaptaciones, es decir, a escalas de millones de años, y que las presiones de la selección artificial aplicadas en el laboratorio son de dudosa analogía con lo que experimentan los organismos en estado silvestre.

En resumen, el método comparativo nos permite estudiar los caracteres más interesantes e importantes, pero no estudiar la adecuación ni la heredabilidad directamente. El método poblacional-experimental permite estudiar directamente la adecuación y la heredabilidad sólo en caracteres de menor importancia. El método de la optimalidad está limitado por la elección de variables que se incorporan en sus modelos y casi siempre termina apelando al método de la convergencia para fortalecer sus conclusiones. Algunos de los pros y contras se resumen en la tabla 1, y queda claro que para estudiar la adaptación se

requiere de una combinación de estas estrategias.

Perspectivas actuales sobre la adaptación: superando la Síntesis Moderna

El redescubrimiento de las leyes de Mendel y el surgimiento de la genética de poblaciones en las primeras décadas del siglo veinte culminaron en los años cuarenta y cincuenta en una versión de la biología evolutiva denominada la Síntesis Moderna, cuya visión se convirtió en la versión ‘estándar’ de la biología evolutiva que todavía se incluye en muchos libros de texto (véase por ejemplo Ridley, 2004 o Hall y Hallgrímsson, 2008). En esta versión tradicional de la evolución, el gen es la unidad de la herencia y todo el cambio evolutivo sucede cuando mutaciones aleatorias puntuales causan pequeñas variaciones fenotípicas en los descendientes de una población. La selección natural actúa sobre las pequeñísimas diferencias en la adecuación entre las variantes de una población. No hay límite para la cantidad de mutaciones que se pueden acumular con el tiempo y en consecuencia prácticamente no existen límites a las morfologías que en teoría podrían presentar los organismos. Por lo tanto, si se presentan morfologías que en teoría podrían existir, pero que los organismos no producen, es porque no son adaptativas; si algunas estructuras se observan conservadas a lo largo de muchísimo tiempo es porque son soluciones adaptativas óptimas. Cada uno de estos puntos ha sido fuertemente rebatido o completamente derrotado en los últimos treinta años, y nuestro panorama acerca de la herencia, la selección natural y la adaptación ha cambiado radicalmente. A continuación se analizará brevemente algunos de estos temas, los cuales actualmente representan campos sumamente activos en el estudio de la adaptación.

El genoma no es un plano de construcción del organismo: atractores y propiedades de sistemas complejos

De la Síntesis Moderna hemos heredado la idea de que existen genes “para” las características fenotípicas. El conocimiento limitado de aquel tiempo obligaba a visualizar el genoma como un plano de construcción del organismo. En la actualidad se considera que los genes no pueden ser equiparados con un plano. Por ejemplo, existen entre 20 y 30 mil genes en el genoma humano; no obstante, el cerebro humano contiene alrededor de 100 mil millones de neuronas. En un plano arquitectónico se especifica cada detalle de una construcción. Es imposible que 30 mil genes puedan describir la construcción y el posicionamiento de 100 mil millones de neuronas. Esto nos sugiere que se producen procesos dinámicos durante el desarrollo de un organismo que construyen las estructuras biológicas, en lugar de una simple expresión de un plano en donde cada detalle está especificado (véase, por ejemplo, Sterelny y Griffiths, 1999 y Jablonka y Lamb, 2005 y también el cuadro 2).

Mucha de la investigación reciente sobre este proceso dinámico de

construcción se centra en las propiedades de los sistemas complejos. Los sistemas complejos se caracterizan por tener muchas partes que interactúan; cada parte tiene sus posibles estados y hay conexiones entre algunas de las partes. Una investigación reciente sugiere que la forma más común de las redes de conexiones en el mundo natural es la red libre de escala (una buena introducción se encuentra en Barabási, 2002). En esta red unos pocos elementos tienen muchísimas conexiones, la gran mayoría tienen un número intermedio y otros tienen muy pocas. Se ha observado esta estructura en la red que forman las páginas de internet, en las redes sociales entre personas y también en las redes de interacciones entre proteínas en las levaduras.

Para los fines que aquí interesan, la característica más importante de un sistema complejo es que las partes pueden interactuar siguiendo reglas muy sencillas y, no obstante el comportamiento de todo el sistema, puede presentar un alto grado de orden. Un ejemplo es el tráfico de automóviles un viernes en la avenida Insurgentes Sur en el Distrito Federal. Si se observa desde el aire, se podría concluir que algún comandante ordenó a miles de conductores salir de la ciudad; pero esto no ha ocurrido así. Los conductores de cada auto han decidido, de manera independiente, pasar el fin de semana en la playa o en Morelos y salen de la ciudad directamente del trabajo el viernes por la noche, produciendo una enorme aglomeración en el sur de la ciudad. La fila kilométrica sobre Insurgentes Sur no es el resultado de una coordinación central o un “plano”, sino de la respuesta de los tripulantes de cada coche a reglas sencillas; por ejemplo, sus horarios de trabajo, el presupuesto disponible, el deseo de estar en la costa, etc.

Cada elemento en un sistema tiene diferentes estados posibles. Estos estados incluyen la posición particular de un coche o el estado metabólico de una célula. Por otro lado, están las reglas que gobiernan la interacción entre las partes. Por ejemplo, estas reglas podrían indicar a una célula que si sus dos vecinas no están produciendo una enzima crucial, ella debe producirla; si alguna vecina comienza también a producirla, la producción de la célula inicial cesa. La suma total de todos los posibles estados de los elementos en el sistema, dado un conjunto de reglas, define el *espacio de estados* posibles del sistema. El espacio de estados puede ser muy grande. Por ejemplo, supongamos que existe un sistema de mil células, cada una de las cuales puede producir o no una sustancia, es decir, hay dos estados posibles para cada célula. Las células pueden estar todas inactivas o puede haber una, dos o más células produciendo la sustancia. Si tener activa únicamente a la célula A se considera un estado diferente al de tener activa solamente a la célula B, entonces el número total de posibles combinaciones es el número de estados elevado al número de elementos en el sistema, en este caso 2^{1000} o 1.07×10^{301} , un número enorme de estados.

Algo sorprendente del espacio de estados es que, si las reglas de interacción y

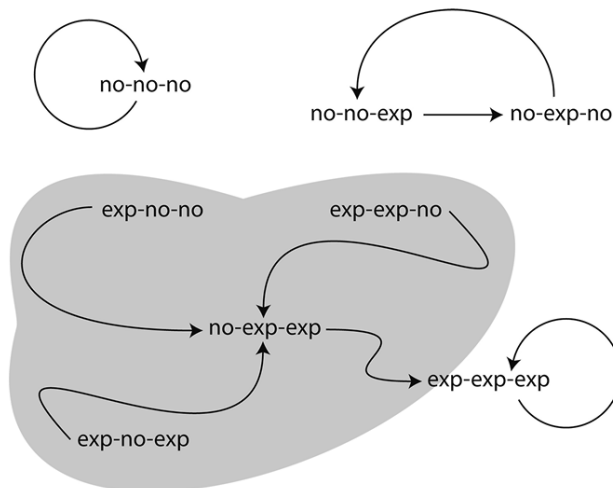
el número de posibles estados de cada elemento son los correctos, es posible encontrar estados del sistema denominados “atractores”, los cuales son zonas del espacio de estados en donde el sistema tiende a permanecer. Un ejemplo sencillo (siguiendo a Kauffman, 1995; Solé y Goodwin, 2000 también ofrecen una buena introducción al papel de los sistemas complejos en la biología) ayudará a ilustrar este fenómeno; imaginemos un sistema de tres células donde cada una puede expresar o no un gen y el espacio de estados es la totalidad de las posibles combinaciones de expresar o no el gen. En este caso hay 2^3 posibles estados para el sistema, un espacio tan pequeño que permite enlistar todos los estados posibles (tabla 2). A este sistema de células se puede agregar un conjunto de reglas sencillas de interacción entre ellas, como reglas basadas en “y” y “o” (tabla 3).

Ahora se puede partir de un estado inicial cualquiera y ver el camino que sigue el sistema. Por ejemplo, si todas las células están expresando el gen, de acuerdo a estas reglas, seguirán expresando el gen en el siguiente paso. Hemos encontrado un asa (figura 15). ¿Qué pasa si empezamos con las células uno y tres expresando el gen, y la célula dos inactiva? De acuerdo a estas reglas, en el siguiente paso la primera célula se apaga, la segunda empieza a expresar el gen y la tercera continúa expresándolo. En la siguiente iteración se llega a la misma asa otra vez: todas las células empezarán a expresar el gen y ahí se quedará el sistema. Lo mismo si empezamos con exp-no-no o exp-exp-no para las células uno, dos y tres. Se llaman atractores a las zonas del espacio de estados en donde se estanca el sistema y a todos los estados del sistema que llevan al mismo atractor la *cuenca de atracción* de un sistema. En este caso, la cuenca del atractor exp-exp-exp tiene cuatro estados; en cambio, si empezamos en no-no-exp o no-exp-no llegamos a un asa distinta; lo mismo si empezamos en no-no-no, un atractor de un solo estado. En este ejemplo sencillo es posible ver la increíble propiedad de un sistema con partes que interactúan de mostrar atractores como propiedad de las reglas de interacción entre las partes. Las reglas y las condiciones iniciales (el estado donde se empezó) determinan el atractor al que se llega.

Es impresionante observar que un sistema tan pequeño y sencillo quede espontáneamente atrapado en una parte muy restringida del espacio de estados. En sistemas de mayor tamaño y complejidad podría darse el caso de observar pocos atractores con cuencas de atracción enormes o muchos atractores con cuencas pequeñas. El significado de la existencia de los atractores despertó mucho interés por parte de los biólogos porque podría explicar muchas de las preguntas que la Síntesis Moderna ha dejado sin respuesta. Por ejemplo, la ontogenia sigue siendo un misterio desde el punto de vista evolutivo tradicional. En el ejemplo del desarrollo del cerebro no hay suficiente información para que el genoma sea un plano de construcción para este órgano, no obstante, si se

piensa en el desarrollo en términos de un sistema, se reconocen muchos elementos que interactúan: proteínas, membranas, ácidos nucleicos y muchas otras moléculas. También se observan interacciones entre células, entre tejidos y también entre estos dos niveles de organización. Tenemos así un sistema con muchos elementos, en donde el estado de unos determina o influye en el estado de los otros. Quizás el desarrollo ontogénico normal de un organismo represente un atractor con una cuenca muy grande. Es decir, no es necesario que el cerebro esté completamente especificado en el genoma, si “cerebro” corresponde a un enorme atractor dentro del espacio de estados del sistema ontogénico de un organismo. La ontogenia llevaría al organismo en desarrollo al borde de la cuenca de atracción correcta y el cerebro se desarrollaría como resultado de las propiedades inherentes del sistema. Hace unos quince años el auge de los sistemas complejos como posible solución al misterio de la ontogenia fue reconocido (Kauffman, 1995, Depew y Weber, 1997) y sigue siendo un campo de suma importancia para la biología (Batten *et al.*, 2008).

Figura 15. Atractores. Incluso en un sistema sumamente simple, con tres células y un espacio de estados de tan solo ocho posibilidades, emergen tres atractores, regiones del espacio de estados en donde el sistema tiende a llegar y estancarse. En este sistema el estado no-no-no es un atractor de un solo estado. En cambio, la zona señalada en gris es la cuenca de atracción del atractor exp-exp-exp. Los atractores son el resultado del número de conexiones entre elementos de un sistema y de la naturaleza de las conexiones. La existencia de atractores en sistemas complejos podría ayudar a entender procesos como la especiación y fenómenos como la homología. Modificado de Kauffman (1995).



Los atractores podrían ofrecer soluciones a otros grandes problemas para el estudio de la adaptación en el contexto de la Síntesis Moderna: la homología y las

restricciones ontogenéticas. Por ejemplo, los murciélagos, los humanos y las iguanas tienen manos con cinco dígitos. La perspectiva evolutiva tradicional nos haría pensar que cinco dedos, ni uno más, ni uno menos, es “el” número indicado para volar, para teclear y para trepar árboles. Es difícil creer esta afirmación: si cinco dedos es óptimo para volar, ¿por qué los pterosaurios, las aves y los insectos no tienen una estructura similar en sus alas? Mucho más plausible es la explicación que deriva de concebir la ontogenia como un sistema. El desarrollo de las extremidades con cinco dedos en los tetrápodos está caracterizado por un atractor con una cuenca de atracción inmensa y por lo tanto muy difícil de cambiar en la historia evolutiva. Este punto de vista ayuda a explicar por qué observamos el fenómeno de la homología, en donde las estructuras orgánicas permanecen reconocibles como “la misma” estructura a pesar de la inmensa variación en forma y función que pueden presentar. Esta perspectiva nos explica también por qué algunas estructuras *no* se observan. Si representan una parte del espacio de estados que no es accesible o que está fuera de un atractor, es prácticamente imposible llegar a producir esas morfologías.

Ahora, si pensamos en las especies mismas como ocupantes de grandes atractores dentro de un espacio de posibilidades, encontramos una explicación posible para muchas características de las especies que la Síntesis Moderna no puede explicar. Muchas veces encontramos que las especies son muy distintas en su morfología y no se encuentran especies o individuos con morfologías intermedias. La perspectiva de la Síntesis no ofrece una explicación muy satisfactoria de esta observación, pero si las especies ocupan atractores adyacentes, cualquier individuo que empieza su ontogenia en un punto intermedio entre las dos especies seguirá la cuenca de atracción hasta llegar inevitablemente a la morfología de una o de la otra. El brinco de un atractor a otro podría explicar por qué el cambio evolutivo puede ser muy rápido, explicación que contrasta con la que postula la Síntesis en donde la modificación es producida por la acumulación de miles de pequeñísimos cambios. A pesar del auge de la perspectiva desde el punto de vista de los organismos como sistemas, los avances en modelos que simulan la evolución han superado en volumen los resultados empíricos que confirman o rechazan la perspectiva de los organismos como sistemas complejos. Esto se debe a la laboriosidad que implica el estudio de las interacciones entre miles de componentes celulares y es claro que aún no han sido desarrollados muchos de los métodos necesarios para estudiar la complejidad orgánica. No obstante, también es claro que el estudio futuro de la adaptación deberá contemplar una perspectiva de los organismos como sistemas.

Los sistemas ontogenéticos y el estudio de la adaptación

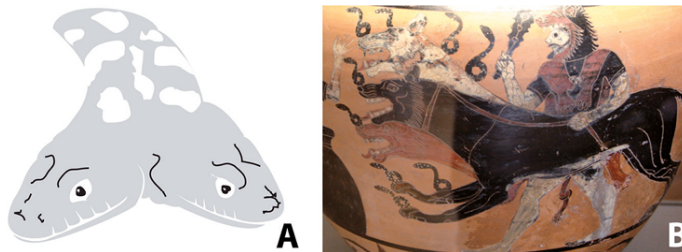
Una de las objeciones más importantes a la Síntesis Moderna es que supone que todas las morfologías son posibles. En la biología evolutiva solemos discutir sobre cómo explicar las discontinuidades que observamos en el morfoespacio. El concepto de morfoespacio es sumamente importante para el estudio de la adaptación y se refiere a un espacio empírico o teórico, en donde podemos reflejar cuantitativamente las variaciones morfológicas de una o más especies. Por ejemplo, el morfoespacio descrito por todos los mamíferos mostraría grandes huecos de morfologías que no se observan en la naturaleza, como morfologías intermedias entre los órdenes de mamíferos. En general, estos órdenes están muy bien diferenciados. Incluso, dentro de los órdenes a menudo observamos morfologías muy distintas sin formas intermedias; basta pensar en los grandes grupos de Edentata. Los perezosos, los osos hormigueros y los armadillos están claramente emparentados, pero sumamente diferenciados morfológicamente. La Síntesis Moderna y muchas explicaciones actuales difieren fuertemente en cómo explican este tipo de espacios vacíos en el morfoespacio. En la perspectiva tradicional, estos espacios se observan porque las discontinuidades en el morfoespacio reflejan discontinuidades en el ambiente; no existe algo intermedio entre un armadillo y un oso hormiguero porque no hay un nicho que corresponda a un estilo de vida intermedio.

En cambio, estudios detallados de la ontogenia de los organismos nos hacen pensar que existen morfologías que el sistema ontogenético de una especie dada no puede producir, aún si dichas morfologías fueran favorecidas por la selección natural. Por ejemplo, se ha estudiado mucho la variación que presentan los seres humanos al nacer. En la mayoría de los niños, la apertura de la uretra está en el ápice del pene; no obstante, en un número considerable de casos, la apertura se encuentra en algún punto de la superficie ventral del pene, situación que se llama hipospadias. Esta variación es parte de la potencialidad de nuestro sistema ontogenético, pero no parece ser favorecida por la selección natural. Un ejemplo de una situación imaginable, pero que parece no ser parte de nuestra potencialidad ontogenética, serían las tricotomías cefálicas, es decir, niños con tres cabezas. Hay registros de muchas crías de vertebrados con dos cabezas (figura 16A) e incluso situaciones en donde se da una bifurcación, y posteriormente otra bifurcación en uno de los individuos, lo cual resulta en un individuo con tres cabezas. No obstante, estos ejemplos representan dos bifurcaciones y no una tricotomía genuina (figura 16B). Al parecer, para los vertebrados la parte del morfoespacio que corresponde a tricotomías es muy difícil o imposible de acceder. La Síntesis Moderna no puede explicar este tipo de espacios vacíos en el morfoespacio.

Para explicarlos, regresaremos a las propiedades de los sistemas complejos. Sabemos que gracias a la manera en la cual los elementos de un sistema complejo

interactúan, hay partes del espacio de estados en donde el sistema tiende a convergir, mientras otras partes son escasamente accesibles. Un campo de investigación, actualmente muy activo, concibe el desarrollo de los organismos como el resultado de la interacción de elementos dentro de un sistema complejo. Se da el nombre de “restricciones ontogenéticas” a los factores que conllevan a espacios ontogenéticamente inaccesibles en el morfoespacio. Cuando hablamos del sistema ontogenético de un individuo, estamos hablando del conjunto de factores que participan en la construcción de un nuevo individuo; en este proceso interactúan tejidos, células, proteínas y el DNA. El organismo afecta a su ambiente y a su vez su desarrollo se ve afectado por el ambiente que escogió y que transforma (véase el cuadro 3, y también Sterelny y Griffiths, 1999, Oyama *et al.*, 2001, Jablonka y Lamb, 2005, Blumberg, 2009). La Síntesis Moderna nos haría pensar que el DNA basta para hacer un organismo y que es este material fundamental el que se hereda de generación en generación para producir nuevos organismos; sin embargo, la herencia es el proceso de transmisión, no tanto de genes desnudos, sino de sistemas ontogenéticos. Los sistemas ontogenéticos son, sin duda, sistemas complejos, y parece probable que tengan sus atractores y regiones del espacio de estados a las que sea difícil acceder. Por lo tanto, para entender porqué observamos una cierta morfología en una especie dada es necesario entender las potencialidades de los sistemas ontogenéticos.

Figura 16. Morfologías posibles e imposibles. (A) La condición bicéfala es relativamente común en vertebrados, especialmente aquellos que no regulan activamente la temperatura de los embriones durante el desarrollo, como las serpientes *Pituophis*. Esto nos indica que la región bicéfala del morfoespacio de los vertebrados es accesible, y si la selección natural favoreciera esta condición con respecto a la condición de tener una sola cabeza, sería posible observar una especie con dos cabezas como su condición normal. (B) En cambio, parece que las tricotomías existen únicamente en nuestra imaginación, como esta representación de Cancerbero de una vasija etrusca de Cerveteri, Italia, de hace unos 2500 años. Si el sistema ontogenético no puede producir una morfología, entonces esta nunca se observará, aunque fuera selectivamente favorable.

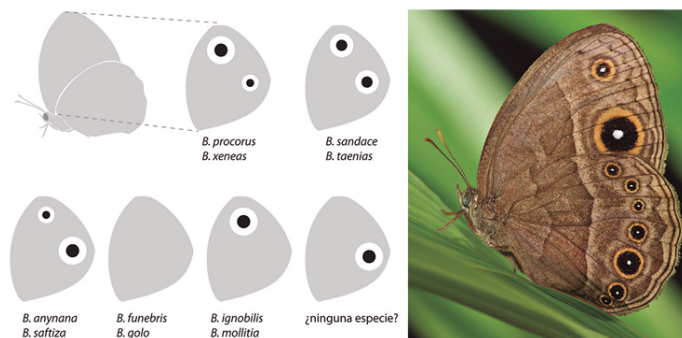


Entre las condiciones necesarias para observar selección natural, está como primer punto la variación entre individuos. La Síntesis Moderna da por hecho que las mutaciones son pequeñas y que pueden darse en cualquier dirección; sin embargo, vemos que en muchos casos existen morfologías que se pueden producir y otras que no. Si no se presenta variación en una dirección dada, la

selección natural es incapaz de llevar a una población en esa dirección. Por lo tanto, para estudiar la adaptación, además de la perspectiva tradicional de estudiar el impacto de un carácter en la adecuación de los individuos, también es esencial entender la gama de variación que se puede presentar a la selección natural.

Esta manera de pensar ya es parte esencial del estudio moderno de la adaptación. Un ejemplo excelente es el trabajo de Beldade *et al.*, (2002), quienes estudiaron la variación en los patrones de coloración de las alas del género africano de mariposas *Bicyclus* (dos círculos), las cuales comúnmente se caracterizan por tener manchas circulares oscuras semejantes a ojos, que en muchas especies parecen tener un efecto antidepredador. Dichas manchas pueden ser dos, una anterior y una posterior en cada ala; pueden ser grandes, pequeñas o estar ausentes (figura 17). Las combinaciones entre presencia-ausencia de las dos manchas y los diferentes tamaños incluyen algunos patrones que no se observan en ninguna de las ochenta especies de *Bicyclus*; por ejemplo, mancha anterior ausente- mancha posterior grande (figura 17).

Figura 17. Las potencialidades del sistema ontogenético y la selección natural. Los estudios modernos sobre adaptación investigan tanto las potencialidades de los sistemas ontogenéticos como el valor funcional de los caracteres. En ninguna de las de las 80 especies de mariposas africanas *Bicyclus* se observan ‘ojos’ en la parte posterior de las alas traseras. Beldade *et al.*, criaron cientos de individuos de *B. anynana* en el laboratorio y lograron producir líneas que presentaban el ‘ojo’. Concluyeron que el ojo en el ala trasera es ontogenéticamente posible, pero es probable que no se observe por no ser favorecido por la selección natural. Con base en Beldade *et al.*, 2002.



La explicación tradicional de la Síntesis Moderna para explicar las partes vacías del morfoespacio es que la selección natural elimina las variantes con esa combinación de características. No obstante, ya se sabe que algunas morfologías son simplemente ontogenéticamente imposibles de producir. En el caso de *Bicyclus*, ¿cómo se puede saber que la inexistencia de la combinación mancha anterior ausente-mancha posterior grande se debe a una restricción ontogenética o a que es eliminada por la selección natural? Beldade *et al.*, (2002) abordaron

esta pregunta con experimentos en los cuales criaron muchos individuos de *B. anynana*. Los resultados fueron sorprendentes: no sólo aparecieron crías con exactamente este patrón, sino que bajo selección artificial éstas llegaron incluso a ser comunes en ciertas líneas en el laboratorio. Los autores concluyeron que la parte del morfoespacio que corresponde al patrón mancha anterior ausente-mancha posterior grande es sin duda alcanzable ontogenéticamente. El hecho de que no se observa en ninguna especie de *Bicyclus* bajo condiciones naturales nos hace pensar que la ausencia se debe a la acción de la selección natural. Este tipo de estudios muestran que la perspectiva tradicional de la Síntesis Moderna, en donde el cambio evolutivo es posible en cualquier dirección en el morfoespacio, ha quedado descartado, muestran también que los estudios de adaptación deben contemplar forzosamente las potencialidades de los sistemas ontogenéticos de las especies bajo estudio.

Las mutaciones no son la base principal del cambio evolutivo

Bajo la óptica de la Síntesis Moderna, el surgimiento de mutaciones aleatorias puntuales causa variaciones pequeñas entre los miembros de una población. Es sobre estas ligeras variaciones que actúa la selección natural, proceso que conlleva a la observación de adaptaciones. En uno de los momentos más estrepitosos de la biología evolutiva reciente, este modelo fue puesto en duda, si no es que refutado completamente (véase West-Eberhard, 2003).

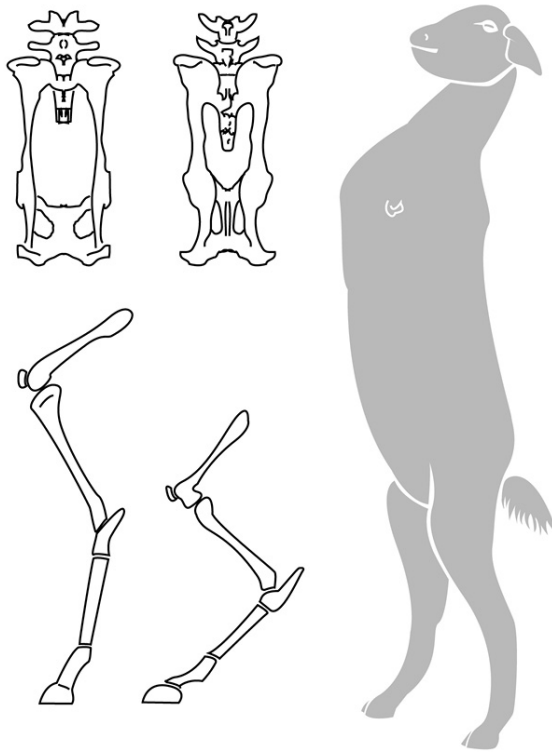
El protagonista de esta historia es el modelo denominado mecanismo del tallo flexible. Para explicarlo es necesario definir primero dos términos: la acomodación fenotípica y la acomodación genética. La acomodación fenotípica es una expresión de la plasticidad fenotípica, la capacidad de los sistemas ontogenéticos de ir modulando su ontogenia de acuerdo al ambiente externo (por ejemplo, temperatura) o interno (por ejemplo, la presencia de mutaciones). Se suele pensar en la plasticidad fenotípica como generadora de diferencias entre individuos; por ejemplo, las diferencias que observamos cuando sembramos una serie de estacas de un mismo árbol en la sombra, en el sol y en lugares secos o húmedos. La acomodación fenotípica representa otra vertiente de la plasticidad, que es la capacidad de producir fenotipos funcionales a pesar de condiciones ambientales desfavorables. La acomodación fenotípica es fácil de observar en los árboles: si cortamos una rama, la planta rápidamente restablece la cantidad de follaje perdida. Este tipo de cambio es igualmente común en los animales. Mary Jane West-Eberhard, la bióloga evolutiva que más ha explorado la importancia del modelo del tallo flexible, utiliza el ejemplo del llamado chivo de Slijper, una cabra que nació sin patas delanteras. Pararse en sus patas traseras es parte del comportamiento normal de los chivos y lo hacen frecuentemente para alcanzar las hojas altas de los árboles. Slijper, un médico holandés que publicó sus

observaciones en 1946, se sorprendió cuando observó que el chivo que carecía de patas delanteras tenía locomoción bípeda. En este ejemplo se observa la propiedad de flexibilidad en el desarrollo de los organismos, en este caso en cuanto al comportamiento, pero los ajustes que se observaron en el chivo no se limitaron sólo a ese aspecto; después de morir atropellado mientras cruzaba la calle, una autopsia reveló que las cargas a las cuales estaban sujetos los huesos del chivo habían provocado cambios en la forma y el tamaño de los mismos, cambios que resultaron en configuraciones que se parecen mucho a las que presentan las especies bípedas (figura 18); los músculos y los tendones también se vieron afectados, con el glúteo alargado hacia adelante, anclado por tendones que no existen en chivos cuadrúpedos, y la cavidad torácica tomó una forma cilíndrica en vez de una forma en V. Lo que nos muestra este ejemplo es que hay muchos elementos en la construcción de un nuevo individuo que, si bien se observan en casi todos los individuos, y por lo tanto creemos que son “genéticas”, en realidad no lo son. En el caso de los vertebrados, la posición y la forma de músculos y tendones depende en gran medida del uso que se les da. Tanto músculos como tendones y huesos asignan tejido a lo largo de líneas de cargas mecánicas. Este es sólo un ejemplo de cómo los sistemas ontogenéticos reaccionan de manera dinámica a los retos y a la variación durante el desarrollo, resultando en un organismo viable.

El otro componente del modelo de West-Eberhard es la acomodación genética, la cual se puede definir como el conjunto de cambios fenotípicos en una población bajo selección natural que no son producidos por mutaciones y que ocurren después de un estímulo novedoso durante la ontogenia. Un tipo de acomodación genética se hizo muy conocido a partir de los experimentos de C. H. Waddington en los años cuarenta y cincuenta. Waddington expuso huevos de *Drosophila* a éter, tratamiento que resulta en el nacimiento de una cierta proporción de moscas con dos segmentos mesotorácicos, la parte del tórax con alas, también conocida como mutación *bitórax*. Waddington notó que “Si ocurriera un cambio semejante durante la filogénesis [evolución], ciertamente estaría considerado como un fenómeno macro-evolutivo” (Waddington, 1956, p. 1), es decir, un cambio evolutivo muy importante. Waddington sometió a sus poblaciones de moscas a un régimen de selección artificial en donde exponía los huevos a éter y apareó moscas *bitórax*. Después de pocas generaciones de selección artificial empezaron a aparecer moscas que presentaban el fenotipo *bitórax* aún sin el tratamiento con éter. Este tipo de cambios no se deben a la aparición de mutaciones sino a la selección sobre distintas frecuencias de alelos asociadas a diferentes umbrales ontogenéticos para la producción del fenotipo *bitórax*.

Figura 18. El ‘efecto del chivo bípedo’ y la acomodación fenotípica. La ontogenia de cualquier

organismo involucra una serie de retos. Los sistemas ontogenéticos de cada organismo, y de cada uno de nosotros, han sido capaces de lidiar con estos retos a través de una infinidad de compensaciones y correcciones que resultan en organismos viables a pesar de los retos. Mary Jane West-Eberhard llama a esto el 'efecto del chivo bípedo', haciendo referencia al chivo de Slijper, que nació sin patas delanteras y caminaba con sus patas traseras. Tras la muerte del chivo, Slijper estudió sus huesos y musculatura y encontró que por las cargas mecánicas que experimentaron los huesos del chivo: pelvis y pierna a la derecha, estas estructuras se parecían más a las de un animal bípedo que a los de un chivo normal (izquierda). Es decir, el sistema ontogenético del chivo moduló el crecimiento de sus huesos y de sus músculos de acuerdo a su situación específica. Este ejemplo es extremo, pero es posible observar la acomodación fenotípica en el desarrollo de todos los organismos, incluso los de aspecto 'normal'; de hecho, es precisamente la acomodación fenotípica la que permite el desarrollo de fenotipos normales a pesar de variación en las condiciones de la ontogenia.



La idea de umbrales en el desarrollo se refiere a la tendencia de distintos individuos a presentar diferentes niveles de sensibilidad a estímulos internos o externos que pueden desencadenar eventos ontogenéticos. Un ejemplo es el ajolote de Xochimilco, cuya forma terrestre se puede inducir con inyecciones de la hormona tiroidea; no obstante, no todos los individuos reaccionan de la misma manera. Algunos individuos no sobreviven al proceso, otros se transforman y otros permanecen en su forma acuática. Se puede decir que los distintos individuos tienen distintos umbrales de sensibilidad a la hormona. Las diferencias entre umbrales se pueden deber a diferencias epigenéticas entre individuos. Los factores epigenéticos son aquellos que no están asociados a diferencias en las

secuencias de DNA, sino que se refieren a niveles de interacción por encima de los genes; por ejemplo, entre genes y proteínas. Las diferencias entre individuos en cuanto a factores epigenéticos podrían estar asociadas a diferencias en la morfología de los adultos, aún cuando las secuencias del DNA de los individuos sean idénticas. Los umbrales ontogenéticos también pueden presentar variación entre individuos si existen distintas combinaciones de alelos para los genes involucrados en la producción de un fenotipo, como la forma terrestre del ajolote. Diferentes combinaciones de alelos también podrían resultar en distintas variantes en una población en cuanto a sus umbrales ontogenéticos. La selección natural sobre un fenotipo como *bitórax* podría estar asociada a un aumento en cierto patrón epigenético entre genes, o sobre distintas combinaciones de alelos ya presentes en la población. De esta manera, se puede observar el surgimiento de morfologías completamente novedosas sin mutaciones.

Es posible juntar los dos mecanismos, la acomodación fenotípica y la acomodación genética, para ver cómo funciona el modelo del tallo flexible de West-Eberhard. Cuando una población se expone a un nuevo reto ambiental, muchos de los individuos presentan un ajuste fenotípico como resultado de la acción de la acomodación fenotípica. Este ajuste produce un fenotipo más viable en el nuevo ambiente que en el ambiente original. Debido a la gran cantidad de individuos que presentan el ajuste fenotípico, se observa una selección que favorece umbrales más bajos para la producción del fenotipo ajustado, es decir, se observa la acomodación genética de la característica. Posteriormente, la producción del fenotipo nuevo se estabiliza por selección sobre mutaciones.

Hay muchas razones para pensar que el modelo de West-Eberhard es un mecanismo más plausible respecto del cambio evolutivo que observamos, en comparación con el modelo tradicional. La primera razón es la abundancia de variantes en una población. Cuando una mutación surge en una población, está presente en un individuo y la probabilidad de que este individuo sobreviva y que la mutación se difunda en la población es mínima; en cambio, cuando un factor ambiental estimula un cambio plástico en una población, es probable que un gran número, si no es que la mayoría de los individuos, presenten la nueva morfología, aumentando significativamente la probabilidad de su fijación por acomodación genética. La perspectiva tradicional nos dice que las mutaciones son aleatorias con respecto a la función, una visión que West-Eberhard critica como “ignorancia descarada”, teniendo en cuenta que la acomodación fenotípica es una fuente de variación no sólo abundante, sino que origina cambios que, lejos de ser aleatorios, resultan adecuados para los retos específicos que enfrenta la población. En el modelo de West-Eberhard “los genes son los seguidores en la evolución, no los líderes”, frase que resume lo revolucionario de su modelo. Cada vez hay más estudios que respaldan este modelo que seguramente será uno de

los temas más abordados en la investigación sobre los cambios adaptativos en las décadas por venir (véase por ejemplo Wund *et al.*, 2008).

Los genes no son el locus exclusivo de la herencia

El modelo de West-Eberhard de la adaptación es aún más probable si se considera que el gen no es la única unidad de la herencia, sino que hay varios tipos de herencia extendida. Queda claro que hay maneras más allá de los genes para heredar características. Alguien que creció en la Ciudad de México posee el acento “chilango”, conoce estrategias para subir al metro cuando está lleno de usuarios y cómo realizar trámites burocráticos engorrosos. En esto se parecerá a sus padres si también son oriundos de la Ciudad de México, que es justo la definición de la herencia. ¿Esto implica que frases como “¿qué Pachuca por Toluca?” sean genéticas? Por supuesto que no; lo que revelan es la acción de otro sistema de herencia, el sistema cultural, el cual es importante no sólo para los seres humanos, sino también para muchos animales. Los cantos, los rituales y otros comportamientos son características aprendidas y transmitidas de generación en generación (véase Jablonka y Lamb, 2005 y Jablonka y Raz, 2009 para discusiones de la herencia más allá del genoma).

Además del sistema cultural, otro sistema de herencia extendida es el sistema epigenético de la herencia, que en realidad no es un sólo sistema, sino un conjunto de mecanismos extragenómicos de herencia a nivel celular. Es obvio que el desarrollo de las células no está determinado exclusivamente por su composición genética. Por ejemplo, las células del hígado de una persona son idénticas genéticamente a las de cualquier otro órgano de su cuerpo, por ejemplo a las de sus pulmones, pero presentan un fenotipo completamente distinto. Esta observación hace evidente que los procesos que conllevan a las diferencias tan marcadas entre estos tipos celulares no se deben a diferencias genéticas sino a diferencias epigenéticas, diferencias literalmente “por encima de los genes”. Si bien las células de los pulmones y del hígado tienen el mismo genoma, las interacciones que se observan entre células son distintas, al igual que las proteínas, membranas y patrones de expresión genética. Estas diferencias se deben en parte a cómo reaccionan las células ante su posición dentro del cuerpo de un embrión en desarrollo. Si las interacciones epigenéticas pueden producir diferencias morfológicas tan dramáticas entre tipos celulares dentro del mismo organismo, no se puede descartar entonces su posible importancia en la producción de diferencias a niveles mayores de organización, por ejemplo entre especies.

De los muchos tipos de herencia epigenética se analizarán brevemente sólo dos. El ejemplo más estudiado es la llamada marcación de la cromatina. Uno de estos tipos de marcación consiste en la ligación enzimática de un grupo metilo (-

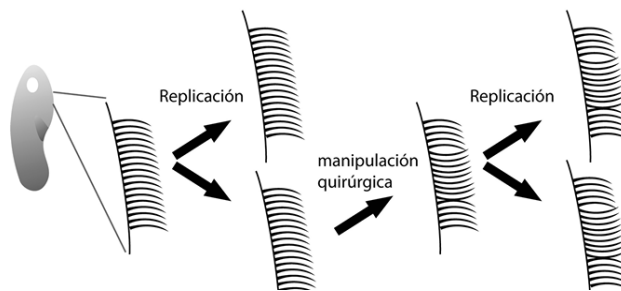
CH₃) a una citosina en una molécula de DNA, por lo que se conoce como metilación de la cromatina. Es esencial reconocer que la secuencia de bases del DNA no cambia, es decir, no observamos diferencias genéticas entre un individuo que presenta citosinas metiladas y otro que no. No obstante, los procesos celulares en una célula con el DNA metilado son distintos a los que se observan en una célula sin marcación de cromatina. En general, las regiones del DNA metiladas se expresan menos que las zonas sin metilación. De hecho, la metilación es una manera de regular la expresión de los genes que es esencial para el desarrollo normal de la mayoría de los organismos. Por ejemplo, la metilación parece tener un papel central en la desactivación de uno de los cromosomas X en las hembras de los mamíferos. Desde luego, al dividirse las células, las marcas de la cromatina se reproducen fielmente y en grado de ser heredadas a las células descendientes, todo sin ningún cambio en la secuencia de los genes.

Otro tipo de herencia que no depende del DNA es la denominada “herencia estructural”. Muchos sistemas de división celular utilizan moléculas de la misma forma en que un carpintero utiliza una plantilla. La maquinaria celular toma como molde lo que ya está presente en las células, que da como resultado la construcción de nuevas células, y sigue la estructura presente en la célula original. Cualquier diferencia en configuración se hereda en las células, las cuales se producen sin ninguna diferencia genética. Un ejemplo clásico es la herencia estructural en la orientación de los cilios en *Paramecium*; estos protozoarios se desplazan por el agua moviendo filas de innumerables cilios que están ligeramente curvados, y cualquier cambio en su orientación, tanto natural como artificial en los experimentos de laboratorio, es reproducido fielmente durante la replicación celular (figura 19). Diferencias en la orientación de los cilios cumplen perfectamente con las tres condiciones necesarias para la actuación de la selección natural. Primero, las configuraciones alternas de cilios representan variación, la materia prima de la selección natural y de la adaptación. Segundo, las variantes están asociadas a diferencias en la adecuación. Tercero, la orientación de los cilios impacta directamente la locomoción de los paramecios.

El movimiento del protozoario es más eficiente en la dirección opuesta a la curvatura de los cilios y un patrón mixto de orientaciones ciliares podría ser fatal, pues le restaría movimiento al organismo. El tercer criterio necesario para observar la acción de la selección natural es que las variantes con impacto en la adecuación sean heredables. La orientación ciliar es claramente heredable, pero no es especificada ni heredada genéticamente. Por lo tanto, tenemos aquí un ejemplo en donde la selección natural podría llevar a adaptación en un carácter heredable, sin una base genética. Es difícil sobreestimar la posible importancia de la herencia epigenética y cultural para el estudio de la adaptación. Si no todo el cambio evolutivo está basado en cambios genéticos, entonces la búsqueda de las

bases genéticas de los caracteres podría representar una búsqueda inútil. Al mismo tiempo, el estudio de los procesos epigenéticos ofrece una posible respuesta a muchos misterios que no han podido resolverse bajo la perspectiva de que todo cambio evolutivo es genético. Por ejemplo, la Síntesis Modernana dice que la evolución siempre se presenta en pasos infinitamente pequeños basados en mutaciones genéticas. No obstante, mientras más conocemos la genética de los organismos, se vuelve más claro que muchos grupos con una gran diversidad morfológica tienen bajísimos niveles de diferencias genéticas. Un ejemplo perfecto son los magueyes (género *Agave*). Con más de 200 especies, *Agave* es uno de los géneros más grandes de la flora mexicana y una de las explosiones evolutivas paradigmáticas de nuestro país. A pesar de las notables diferencias entre las especies de magueyes en cuanto a su morfología, reproducción y hábitat, su diferenciación genética es mínima (Good-Avila *et al.*, 2006). Es posible que las diferencias entre las especies se encuentren en los sistemas epigenéticos y no en los genes.

Figura 19. Herencia estructural epigenética en *Paramecium*. La idea de que todas las diferencias entre las especies se deben a diferencias genéticas es un mito que persiste desde la Síntesis Moderna. No obstante, queda claro que no sólo no existe suficiente contenido de información en el genoma para dar cuenta de todas las características de los organismos, sino que también hay muchas modalidades a través de las cuales las características se pueden heredar de una generación a otra. Un ejemplo de esto es la herencia epigenética ‘estructural’ en la orientación de los cilios de *Paramecium*. Cuando un *Paramecium* se divide, los nuevos cilios se construyen tomando como modelo los ya existentes. Si se cambia la orientación de los cilios durante la vida de un individuo, por ejemplo a través de una intervención quirúrgica, el cambio de orientación se hereda en las divisiones celulares subsecuentes.



Muchos otros puntos de la Síntesis Moderna han sido cuestionados, pero con estos ejemplos queda claro que la biología evolutiva en general, y el estudio de la adaptación en particular, sigue creciendo y expandiéndose en direcciones sumamente novedosas y emocionantes. Este capítulo concluye con otro de los temas más importantes de los últimos treinta años, partiendo de algunas de las críticas a la biología evolutiva más citadas.

Lewontin, Gould y el estudio moderno de la modularidad

Para el estudio de la adaptación es muy importante conocer una serie de críticas que se publicaron al final de la década de los años setenta y el inicio de los ochenta por Richard Lewontin y Stephen Jay Gould. Muchas de sus críticas fueron muy acertadas, pero otras fueron injustas o poco claras. De lo que no cabe duda es que mucho del estudio de la adaptación de los últimos treinta años representa una reacción a estos artículos. A continuación se analizará uno de sus puntos principales, el reto que representa la descomposición de los organismos en caracteres.

Lewontin publicó algunos ensayos de divulgación muy influyentes en lo que criticó la “atomización arbitraria del fenotipo” (por ejemplo, Lewontin 1978, 1983), refiriéndose a la práctica de los científicos de estudiar caracteres cuya realidad es cuestionable. Un ejemplo de un carácter de realidad cuestionable se encuentra en el trabajo de Charles Davenport, un proponente de la eugenesia, que se refiere al esfuerzo de “mejorar la raza humana” mediante programas de esterilización de las personas indeseables, para fomentar apareamientos entre personas “genéticamente superiores”. En un estudio Davenport rastreó el rasgo de talasofilia, o amor por el mar, a lo largo de varias generaciones de marineros ingleses. Con sus críticas, Lewontin dirigió la atención a caracteres como este, para recordarnos que los caracteres capaces de responder a la selección natural, además de presentar variación heredable asociada a diferencias en la adecuación, tienen que existir como una entidad “cuasi-independiente” en el organismo. Es difícil ver cómo el amor por el mar se puede considerar un carácter válido bajo este criterio.

Como se menciona en el cuadro 1, el idioma está lleno de nombres tajantes para una realidad de naturaleza continua. Por ejemplo, cuando se habla de manos, dedos, muñecas, brazos, codos y antebrazos, se ha atomizado el cuerpo en partes. ¿Hasta qué punto esta atomización se corresponde con unidades capaces de contestar a la selección natural? Al final, el brazo funciona como un todo y es parte de otro todo formado por el organismo. ¿Se puede justificar atomizar de esta manera un todo en partes? El estudio de la adaptación se construye sobre la descomposición de los organismos en caracteres, por lo que estas preguntas resultan fundamentales para la biología evolutiva.

La respuesta a este tipo de preguntas se encuentra en el estudio de la modularidad, un campo de investigación muy activo actualmente, que pretende determinar cómo las partes de un organismo pueden evolucionar de manera cuasi-independiente del resto del organismo (Schlosser y Wagner, 2004). Aquí se mencionan brevemente algunas aproximaciones para estudiar la modularidad. A un nivel comparativo es decir, entre especies, podemos documentar cómo cambian diferentes partes del cuerpo en un grupo de especies. Por ejemplo, en los primates parece que la cola puede alargarse o volverse más corta durante la

evolución de manera independiente de lo que pasa en el cráneo. Estos patrones entre especies nos dan una idea acerca de las partes que pueden ser independientes y las que se comportan como un módulo (Eble, 2005). En un estudio sobre árboles tropicales se encontró que la corteza y la madera pueden presentar cambios evolutivos de manera independiente a pesar de estar integrados funcionalmente en una sola estructura, el tallo (Olson y Rosell, 2006).

Otra vertiente del estudio de la modularidad es la de estudiar los patrones de asociación estadística entre partes durante la ontogenia de una sola especie. Mediante este enfoque, Klingenberg *et al.*, (2001) documentaron los patrones de variación durante el desarrollo de las alas de una especie de abejorro y concluyeron que cada ala funciona como un módulo independiente, dado que los cambios en las alas delanteras no afectan a las traseras y viceversa. Además de los estudios que intentan identificar módulos, hay que mencionar aquellos que buscan contestar el porqué de modularidad. Los módulos pueden existir por restricciones ontogenéticas, pero también por selección natural, que favorece una relación funcional entre partes (Breuker *et al.*, 2006). Al brindar propuestas para identificar los subconjuntos de partes que podrían contestar a la selección natural de manera cuasi-independiente, el campo de la modularidad ofrece una respuesta a las críticas de Lewontin. Por todas estas razones el estudio de la modularidad formará una parte cada vez más importante de los estudios sobre la adaptación.

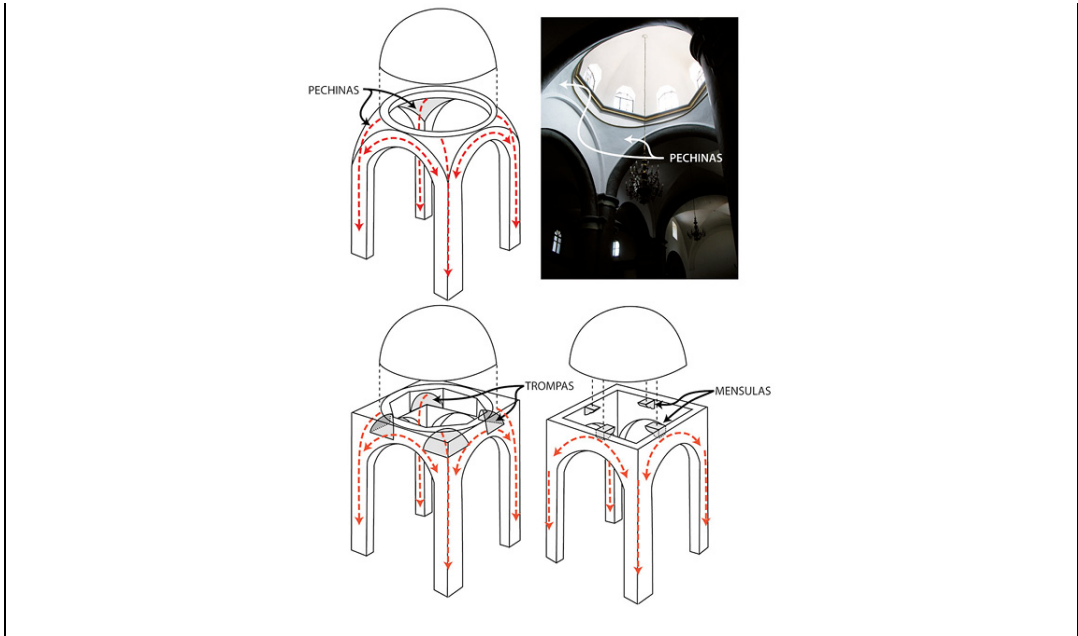
El espíritu de una analogía difícil

En 1979, Gould y Lewontin publicaron un artículo que se ha convertido en uno de los ensayos más famosos de la biología moderna. En esta polémica crítica a los estudios adaptativos, los autores notaron que muchas veces observamos un acoplamiento claro entre la forma y la función de una parte de un organismo y concluimos que forzosamente el carácter surgió para la función que observamos. Gould y Lewontin sugirieron que algunos caracteres que percibimos podrían ser una consecuencia inevitable de la construcción de los organismos y no caracteres como tal. Usaron como analogía las estructuras arquitectónicas conocidas como “pechinas”; cuando se coloca un cúpula redonda sobre una estructura cuadrada es necesario encontrar la forma para soportar el peso de la cúpula. Este problema no se presenta en un edificio redondo, como el Panteón de Roma, porque la cúpula descansa sobre una pared a lo largo de toda su circunferencia. La situación es distinta cuando se trata de una cúpula sobre un edificio cuadrado como en muchísimas iglesias medievales, renacentistas y barrocas; si se construye un soporte cuadrado y se coloca una cúpula encima, quedará apoyada únicamente en cuatro puntos, correspondientes a los puntos entre las esquinas de los muros. La parte de la cúpula cerca de las esquinas quedará sin soporte. Las pechinas son

una solución a este problema, al ser una extensión de la curvatura de la cúpula hacia abajo que llena el espacio vacío en las esquinas. De esta forma, las cargas mecánicas generadas por la cúpula se transmiten hasta el suelo de manera uniforme (figura 20).

Desde el interior de una iglesia las pechinas tienen forma de triángulos alargados y frecuentemente se colocan decoraciones sobre ellas. Gould y Lewontin plantearon que muchas veces las decoraciones son tan armoniosas que se podría concluir que las pechinas fueron creadas explícitamente para colocar decoraciones. Estos autores concluyeron que esta idea sería equivocada porque las pechinas son una consecuencia inevitable de colocar una cúpula redonda sobre una estructura cuadrada, una especie de restricción arquitectónica. Su crítica va en contra de la Síntesis Moderna, que postula que con tiempo, y con las presiones selectivas adecuadas, se puede llegar a cualquier punto imaginable del morfoespacio. Además, su crítica sugiere que cuando planteamos una hipótesis del porqué de una estructura dada, tenemos que considerar otras hipótesis además de las adaptativas. Este espíritu ha sido incorporado al pensamiento adaptacionista actual, tal y como lo vemos reflejado en estudios como los de Beldade *et al.*, (2002) descritos, donde se preguntan si la distribución observada de morfologías se debe a la selección natural o a las restricciones ontogenéticas.

Figura 20. Pechinas vs. alternativas. Gould y Lewontin mencionan que las pechinas en la Basílica de San Marco son el resultado inevitable de colocar una cúpula redonda sobre un edificio cuadrado (A). Las cargas mecánicas que ejerce la cúpula se representan de manera esquemática con flechas rojas. En B se aprecian las pechinas de la cúpula de la Parroquia de San Agustín de las Cuevas en el centro de Tlalpan, Distrito Federal, México. En contraste con lo que afirman Gould y Lewontin, hay muchísimas estrategias arquitectónicas para colocar una cúpula. Un ejemplo son las ‘trompas’ (C): rebanadas de cúpulas colocadas por debajo de la cúpula principal, que ayudan a transmitir las cargas mecánicas a los pilares. Otra estrategia es una serie de ménsulas que apoyan la cúpula (D). El punto es que, más que una característica obligatoria, las pechinas son la mejor manera de soportar el peso de una cúpula grande, es decir, entre la variación posible, las pechinas son la opción que brinda la mayor adecuación, en este caso, la supervivencia de la estructura. Gould y Lewontin también indican que se puede pensar que las pechinas fueron creadas explícitamente para colocar mosaicos u otros ornamentos. Una visita a la parroquia de Tlalpan, con sus pechinas austeras, contradice esta hipótesis. A pesar de problemas con la analogía arquitectónica, actualmente los biólogos estudian tanto las potencialidades de los sistemas ontogenéticos como las hipótesis adaptativas, justo el giro que Gould y Lewontin intentaban producir con esta discusión (véase, por ejemplo, la figura 17).



Si bien el espíritu de las críticas de Gould y Lewontin fue percibido e incorporado al estudio de la adaptación, el contenido específico de sus críticas ha causado mucha confusión porque, entre otros problemas, su famosa analogía de las pechinas no ilustra ningún tipo de restricción. Las pechinas son en realidad una de las muchas posibles manifestaciones en el “morfoespacio arquitectónico”, y sucede que son la mejor solución que se encontró para el caso de una cúpula muy grande (figura 20). Por ende, lejos de ser una analogía para las restricciones ontogenéticas, las pechinas resultan ser una analogía perfecta de la selección natural común y corriente: entre muchas variantes posibles, es la que presenta el mejor desempeño (Houston, 2009; véase el cuadro 4 para detalles de otra polémica en la cual participó Gould). En realidad, el problema ilustrado por las pechinas es un ejemplo más que resulta de una mala identificación de los caracteres. Si no estudiamos bien los patrones de covariación y las relaciones ontogenéticas y funcionales entre caracteres se corre el riesgo de identificar caracteres que no son unidades de cambio evolutivo cuasi-independientes, como las pechinas, lo cual realza la importancia del estudio de la modularidad y de las potencialidades ontogenéticas de nuestro grupo para el estudio de la adaptación (Lewontin, 1983).

Conclusión

Las características que más llaman la atención del mundo viviente son las adaptaciones: las alas de las aves, las garras de los leones, la estatura de los árboles, entre muchas otras. Es posible pensar que la adaptación ha influido en generar todos estos rasgos. Se han analizado brevemente los tres enfoques

principales para estudiar la adaptación: la convergencia, la optimalidad y los estudios poblacionales. También se han identificado retos importantes para su estudio: la subdeterminación, la teleología, la tipología y la identificación de caracteres. Además de analizar lo que ya se conoce, se han expuesto también las grandes líneas de investigación actuales y futuras: el papel de los sistemas complejos, la herencia a través de factores no genéticos, el papel de la acomodación fenotípica y genética, y el reemplazo de la idea de que los genes son la base de todo cambio evolutivo por una perspectiva más compleja (otros de estos temas se resumen en el cuadro 3). Es claro que, lejos de ser un campo estático, el estudio de la adaptación ofrece algunos de los mayores retos, y es de los temas más interesantes y estimulantes de toda la biología.

Cuadro 1: Tres ahuizotes de la biología evolutiva

La palabra “ahuizote” se deriva de la palabra náhuatl para nutria, pero también refiere algún tipo de brujería maléfica. En el Museo Nacional de Antropología se puede ver una escultura mexicana de un animal que parece una especie de perro, pero que tiene la cola alargadísima que termina en una mano. Según la mitología mexicana, estos animales vivían en los lagos y se encontraban al acecho constante de despistados a quienes pudieran sujetar con su amenazante cola. Actualmente la palabra se utiliza para designar a una persona que perjudica continuamente. En el contexto del estudio de la adaptación, es imprescindible estar consciente de tres ahuizotes que nos acechan en todo momento: la teleología, la tipología y la subdeterminación.

La teleología

Es común escuchar cosas como las siguientes: “para evitar la desecación los ajolotes no se transforman a un estadio terrestre” o “los colorines tienen flores rojas para atraer a los colibríes”, a pesar de que es de suponer que los ajolotes no están conscientes de la problemática de la desecación ni que los colorines saben que atraerán a los colibríes con el color rojo. Es muy fácil caer en este tipo de articulación de ideas acerca del proceso evolutivo, lo cual representa un ejemplo de teleología. La palabra teleología deriva del griego *teleos*, que significa fin o finalidad, y se refiere a un proceso o esfuerzo que se lleva a cabo con alguna meta preestablecida. Si creemos que la selección natural se manifiesta al favorecer ciertas variantes dentro de una población, es importante no pensar en términos teleológicos. En el caso del ajolote, la hipótesis es que aquellos individuos que poseían una tendencia heredable para transformarse y salir del agua se vieron perjudicados en cuanto a su adecuación. En cambio, aquellas variantes que manifestaban una tendencia heredable para permanecer en una etapa acuática se vieron favorecidos por la selección (Mayr 1982 ofrece una discusión clásica de la teleología en la biología; el tema se sigue discutiendo, véase por ejemplo Rosenberg y McShea 2008).

La tipología

Otro de los ahuizotes que nos acechan en todo momento, la tipología, parece resultar de un sesgo de nuestro aparato cognitivo. Es muy importante estar conscientes de estos sesgos porque afectan la forma en que percibimos el mundo y por lo tanto, la manera en la que formulamos hipótesis adaptativas. La tipología es un ejemplo del esencialismo platónico en la ciencia, la idea de que la variación entre los miembros de una clase de objetos es la manifestación terrenal imperfecta de la esencia real y perfecta de la clase. Por ejemplo, toda la variación que observamos entre las personas es una manifestación imperfecta de la esencia del ser humano perfecto. Si bien nos parece claro que no existen esencias, muchas veces nos comportamos como si existieran.

El cerebro humano es una estructura con un mecanismo excelente para el reconocimiento de patrones en la naturaleza. Se postula que esta habilidad es el resultado de la selección natural que favoreció aparatos cognitivos capaces de moverse a nuevas regiones geográficas y reconocer

situaciones análogas a otras ya conocidas. Por ejemplo, si reconozco una planta medicinal en una zona A y me muevo a una zona B con una especie “parecida”, puedo pensar que posiblemente la especie en zona B será medicinal también. Esta tendencia a crear clases crea muchos problemas al llevar a cabo estudios evolutivos. Por ejemplo, solemos hablar de “ejemplares típicos” o “normales” de una especie. Estas caracterizaciones en realidad no tienen ningún sentido. Un individuo enfermo o mutilado es igual de real que cualquier otro individuo en una población. No obstante, es precisamente la variación la que permite la acción de la selección natural. Por lo tanto, es importante reconocer y evitar esta tendencia de pensar en términos de prototipos en el pensamiento evolutivo. Al mismo tiempo, nuestra manera de expresarnos y también de percibir el mundo ocurre a través de prototipos tajantes, a pesar de que el mundo está lleno de continuos. Solemos hablar de la oscuridad y la luz, del pico de un cerro y la ladera, pero no existen divisiones inequívocas entre estas entidades, sino que todas las divisiones posibles son arbitrarias. Las atomizaciones de la morfología de los organismos también pueden ser arbitrarias. Hey (2001) ofrece una buena explicación de nuestra tendencia a reconocer prototipos y los problemas que causa en el reconocimiento de especies.

La subdeterminación

Una situación común en la biología evolutiva es aquella en donde una observación tiene varias posibles explicaciones, un problema que se denomina “subdeterminación”. Un ejemplo célebre es la explicación del origen del cuello de la jirafa. Se suele decir que es el resultado de la selección natural que favorece a los individuos con cuellos más largos como resultado de su acceso a alimento en las copas de los árboles. No obstante, también se ha propuesto que la selección natural ha favorecido aquellas variantes de cuello largo porque tienen una mayor capacidad para detectar depredadores o porque los machos de cuellos más largos son más exitosos en peleas. Este es un ejemplo de subdeterminación porque no tenemos manera de decidir cuál de las explicaciones es la correcta para el origen del largo cuello de la jirafa. Otro ejemplo es la corteza externa exfoliante en los árboles que se discutió al inicio del capítulo (Figura 5).

Cuadro 2: causas últimas y causas próximas

Una distinción común en la biología evolutiva es aquella entre las causas próximas y las causas últimas del cambio evolutivo. ¿Por qué las flores polinizadas por colibríes son rojas? La explicación desde el punto de vista de las causas últimas es el enfoque de este capítulo y se refiere a las presiones de la selección natural que han impulsado el cambio de un estado a otro. En este contexto, nuestra respuesta a la pregunta de las flores hablaría de las preferencias de los colibríes. Detectan visualmente muy bien el color rojo, no tienen un sentido del olfato muy desarrollado y requieren de grandes cantidades de néctar. El color rojo vivo de las flores, su abundante néctar y su falta de perfume son interpretados como adaptaciones que favorecen la visita de estas aves. En cambio, el enfoque desde el punto de vista de las causas próximas se centra en factores ontogenéticos o fisiológicos. La explicación próxima de porqué las flores son rojas tendría que ver con los tipos de pigmentos que se producen, sus concentraciones y las rutas bioquímicas involucradas en su síntesis. Es importante tener consciente qué nivel queremos estudiar para contestar una pregunta científica. Por ejemplo, muchos estudios buscan las “bases genéticas” de una transformación morfológica. Olvidando por un momento que no todos los cambios heredables tienen que ser genéticos, estos estudios brindan principalmente una explicación próxima de “cómo” se da un cambio pero no del “porqué”.

Cuadro 3: Dicotomías artificiales

Parte de la investigación más activa en el campo de la adaptación se ha dedicado a eliminar dicotomías artificiales aplicadas de manera tradicional en la biología evolutiva. Algunas de estas dicotomías son:

- **Genotipo-fenotipo:** El DNA es un componente muy importante de los procesos celulares. No obstante, no es suficiente para generar un nuevo organismo. De hecho, todos los componentes de las células—las membranas, las proteínas, etc.—también son necesarios, pero no suficientes. Por lo tanto, las células, los organismos y la ontogenia deben concebirse como sistemas en donde cada parte es necesaria pero no suficiente. Esta perspectiva ha venido sustituyendo aquella que propone un genoma que especifica todos los detalles del organismo.
- **Organismo-ambiente:** Tradicionalmente pensamos en el ambiente como un factor “abiótico” que ejerce presiones de selección sobre los organismos. Es fácil ver que esta distinción no sirve en el caso de los animales que construyen sus propios hogares como los topos. Estos organismos tienen muchas adaptaciones para una vida subterránea: ojos sumamente reducidos, sentidos de tacto y olfato extremadamente sensibles, patas delanteras como palas, pelo que se dobla en cualquier dirección (no orientado hacia atrás) y una columna vertebral capaz de resistir derrumbes. Todas estas características están relacionadas claramente con el ambiente subterráneo en el cual viven los topos. No obstante, no tiene sentido hablar del ambiente abiótico de los topos si ellos mismos construyen su ambiente en forma de galerías subterráneas. En el ejemplo de los topos es claro que el topo afecta al ambiente y a la vez es afectado por este. Es imposible hablar del topo y de su ambiente como entidades separadas. Quizás menos obvio es que esto aplica para todos los organismos, si bien a veces es más difícil apreciarlo porque la retroalimentación entre el organismo y su ambiente es menos directa que en el caso del topo y su madriguera. Por ejemplo, un árbol crea sombra, lo cual disminuye la temperatura por debajo de su copa y promueve la retención de agua, condiciones que tradicionalmente vemos como factores abióticos. Sin embargo, estas condiciones resultan en parte de la acción del árbol sobre el ambiente, un fenómeno que a su vez afecta al mismo árbol así como a los árboles vecinos. De hecho, muchos árboles sólo pueden crecer bajo la sombra de otros, en el ambiente sombreado y húmedo producido por los árboles mismos. Otra vez, es difícil justificar hablar de una separación entre organismo y ambiente porque son los organismos mismos que alteran y adecuan su hábitat. De la misma forma, el oxígeno que inhalamos no tiene nada de abiótico, siendo producto de plantas, algas y bacterias. Los organismos crean el mundo y a su vez son afectados por el mundo, como partes inseparables de un sistema. Esta perspectiva, conocida como “construcción de nicho” (Day *et al.*, 2003, Odling-Smee 2007), promete una revolución en nuestra manera de concebir la adaptación.
- **Desarrollo y evolución:** La selección natural actúa sobre la variación que una especie es capaz de producir. El potencial ontogenético de cualquier especie es infinitamente mayor a lo expresado en las morfologías “normales”. Por lo tanto, uno de los productos de la evolución es que se evitan condiciones que afectarían a la ontogenia a tal grado que produciría morfologías de baja adecuación. La visión tradicional de la Síntesis Moderna nos dice que los genes producen los fenotipos, que la selección natural actúa sobre la variación fenotípica y que los cambios resultantes en las frecuencias alélicas son la definición de la evolución. Como explicamos arriba, la visión reciente reconoce que la distinción entre genotipo y fenotipo es artificial, y que lo que existe en realidad es un sistema indivisible, el sistema ontogenético, en donde participan el DNA y todos los otros componentes de las células. Si esto es cierto, entonces la visión de la Síntesis tiene que descartarse pues se fundamenta en la distinción entre genotipo y fenotipo. La alternativa actual para describir la evolución propone que la selección actúa sobre variación entre sistemas ontogenéticos y que este proceso mismo de cambio es la evolución: la ontogenia y la evolución son fenómenos inseparables (West-Eberhard 2003, Jablonka y Lamb 2005, Blumberg 2009).
- **Ambiente vs. genética.** Muchas veces cuando observamos diferencias entre especies o entre individuos, nos podemos preguntar ¿las diferencias son genéticas o sólo ambientales? Para algunas escuelas de pensamiento recientes esta pregunta no tiene

sentido. Si los genes no determinan el fenotipo, sino que son una parte importante pero no suficiente de un sistema ontogenético, si los organismos construyen su ambientes y son afectados a su vez por éste y si el sistema ontogenético con todas sus capacidades de acomodación fenotípica es la unidad del cambio evolutivo, entonces resulta difícil o imposible asignar causas ambientales vs. genéticas. Este punto es muy importante cuando se habla de las causas de fenómenos importantes en la sociedad, como la homosexualidad, en donde se trata de asignar causas ambientales o genéticas, o incluso “un poco de uno y un poco de otro” (Sterelny y Griffiths, 1999; West-Eberhard, 2003; Jablonka y Lamb, 2005; Caporael, 2008).

Cuadro 4: Adaptación vs exaptación

Una distinción importante en el campo de la adaptación es aquella entre una adaptación y una exaptación. Según Gould y Vrba (1982), una adaptación es una característica que desde el momento de su surgimiento desempeña la misma función que se observa actualmente bajo el mismo contexto ambiental. Una exaptación es una estructura o comportamiento que surgió en un contexto selectivo en el ancestro y que fue “cooptado” para la función que actualmente desempeña; por ejemplo, las alas de las aves representan adaptaciones para el vuelo, en los pingüinos hubo un evento de exaptación para nadar. Las reconstrucciones filogenéticas han resultado esenciales para distinguir adaptación de exaptación. Si una característica surge después de la entrada a un nuevo contexto ambiental, entonces podemos pensar que representa una adaptación a ese ambiente. Si surge antes no puede ser una adaptación sino una exaptación. El esquema de Gould y Vrba ha sido ampliamente aceptado pero también criticado debido a que no queda claro cuánta diferencia en la estructura o la función es necesaria para considerar a una estructura una exaptación y no una adaptación (véase el inciso sobre la subdeterminación en cuadro 1).

Tabla 1: Los tres métodos principales para el estudio de la adaptación.

	Definición	Ventajas	Desventajas
Convergencia	La adaptación explica la observación de atributos parecidos en ambientes parecidos en especies no emparentadas.	Estudia las especies en la naturaleza, que son el producto de la selección natural; produce explicaciones que se aplican a muchas especies.	No examina directamente los componentes de la adecuación; muchas veces es imposible determinar las características de los ancestros que produjeron las especies bajo estudio.
Optimalidad	Se hace una predicción a priori sobre la solución óptima a un problema dado; si la especie se ajusta a la predicción se toma como evidencia de adaptación.	Se basa en modelos explícitos que generan predicciones que se pueden someter a prueba en la naturaleza; contempla alguna medida de la adecuación.	Es difícil tener en cuenta suficientes variables para predecir cuál será la mejor negociación entre ellas, y es difícil saber cuáles son las variables más importantes.
Poblacional	Se estudia el impacto en	Es el método principal	Sólo puede examinar

la adecuación que tiene la variación en un carácter dentro de una especie.	para examinar tanto la variación en el carácter, como los componentes de la adecuación de manera directa.	caracteres que no están bajo selección natural tan fuerte como para fijar el carácter; produce generalizaciones restringidas a una sola especie.
--	---	--

Tabla 2. Un sistema con tres nodos, cada uno de los cuales puede tener uno de dos estados, tendrá 2^3 posibles estados para el sistema. “no” = la célula no está expresando el gen; “exp” = la célula está expresando el gen.

Estado	Célula 1	Célula 2	Célula 3
1	no	no	no
2	no	no	exp
3	no	exp	no
4	exp	no	no
5	exp	exp	no
6	no	exp	exp
7	exp	no	exp
8	exp	exp	exp

Tabla 3. Reglas de interacción. Estas reglas sencillas nos indican cuáles serán las relaciones entre las células. Sigamos paso a paso los cambios en el estado de nuestro sistema. El estado de cada célula en un momento dado depende del estado de sus vecinas en el momento previo.

Célula 1: Esta célula expresará el gen solamente si la célula 2 y la célula 3 lo están expresando.

Estado de célula 2	Estado de célula 3	Efecto sobre célula 1
no	no	no
no	exp	no
exp	no	no
exp	exp	exp

Célula 2: Esta célula expresará el gen si la célula 1 o la célula 3 lo expresan, no es necesario que las dos estén activas para estimular la expresión en la célula 2.		
no	no	no
no	exp	exp
exp	no	exp
exp	exp	exp

26 Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

Referencias

- Barabási, A.L. 2002. *Linked: The New Science of Networks*. Perseus, Cambridge, MA.
- Basolo, A.L. 1990. Female preference for male sword length in the green swordtail. *Animal Behaviour* 40: 332-338.
- Batten, D., Salthe, S. y Boschetti, F. 2008. Visions of evolution: self-organization proposes what natural selection disposes. *Biological Theory* 3: 17–29.
- Beldade, P., Koops, K. y Brakefield, P.M. 2002. Developmental constraints versus flexibility in morphological evolution. *Nature* 416: 844-847.
- Blumberg, M.S. 2009. *Freaks of Nature: What Anomalies Tell Us About Development and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Breuker, C.J., Debat, V. y Klingenberg, C. P. 2006. Functional evo-devo. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 488-492.
- Caporael, L. 2008. What does “society” look like? *Biological Theory* 3: 103–107.
- Day, R.L., Laland, K.N. y Odling-Smee, F.J. 2003. Rethinking Adaptation: The Niche-Construction Perspective. *Perspectives in Biology and Medicine*. 46(1): 80-95.
- Depew, D.J. y Weber, B.H. 1997. *Darwinism evolving: systems dynamics and the genealogy of natural selection*. MIT Press, Cambridge. Pp. 429-457.
- Eble, G.J. 2005. Morphological modularity and macroevolution: Conceptual and empirical aspects. En W. Callebaut and D. Rasskin-Gutman (eds.): *Modularity : Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems* (Vienna Series in Theoretical Biology).
- Fornoni, J., Núñez-Farfán, J., Valverde, P.L. y Rausher, M.D. 2004. Evolution of mixed strategies of plant defense allocation against natural enemies. *Evolution*, 58: 1685–1695.
- Good-Avila, S.V., Souza, V., Gaut, B.S. y Eguiarte, L.E. 2006. Timing and rate of speciation in *Agave* (Agavaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences, U S A* 103: 9124–9129.
- Gould, S. J. y Lewontin, R. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London* 205: 581-598.
- Gould, S.J. y Vrba, E.S. 1982. Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- Hall, B.K. y Hallgrímsson, B. 2008. *Strickberger’s Evolution* 4ª edición. Jones y Bartlett, Boston.
- Hey, J. 2001. *Genes, Categories and Species: the evolutionary and cognitive causes of the species problem*. Oxford University Press, Oxford.
- Houston, A. 2009. San Marco and evolutionary biology. *Biology and Philosophy*

24: 215-230.

- Jablonka, E. y Lamb, M.J. 2005. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. MIT Press, Cambridge.
- Jablonka, E. y Raz, G. 2009. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *The Quarterly Review of Biology* 84: 131–176.
- Kauffman, S. 1995. *At home in the universe: The search for the laws of self-organization and complexity*. Oxford University Press. pp. 47-130.
- Klingenberg, C.P., Badyaev, A.V., Sowry, S.M. y Beckwith, N.J. 2001. Inferring developmental modularity from morphological integration: Analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *The American Naturalist* 157: 11-23.
- Lewontin, R. 1978. Adaptation. *Scientific American* 239: 212-228.
- Lewontin, R. 1983. *The triple helix: gene, organism, and environment*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Martins, E.P. y Hansen, T.F. 1996. The statistical analysis of interspecific data: A review and evaluation of phylogenetic comparative methods. Pp. 22-75 in Martins, E. P., ed. *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*. Oxford University Press, New York.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought*. Harvard University Press, Cambridge.
- Odling-Smee, J. 2007. Niche inheritance: a possible basis for classifying multiple inheritance systems in evolution. *Biological Theory* 2 3: 276–289.
- Oyama, S., Griffiths, P.E. y Gray, R.D. 2001. *Cycles of contingency: Developmental systems and evolution*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Parker, G.A., y Maynard Smith, J. 1990. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* 348: 27-33.
- Rezende, E.L., y Garland, T.Jr. 2003, Comparaciones interespecíficas y métodos estadísticos filogenéticos. Pp. 79-98 in F. Bozinovic, ed. *Fisiología Ecológica y Evolutiva. Teoría y casos de estudios en animales*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Ridley, M. 2004. *Evolution*. Malden, Massachusetts.
- Rosenberg, A. y McShea, D.W. 2008. *Philosophy of biology: a contemporary introduction*. Routledge, New York.
- Schlosser, G. y Wagner, G.P. 2004. *Modularity in development and evolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Solé, R.V. y Goodwin, B.C. 2000. *Signs of life: how complexity pervades biology*. Basic Books, New York.
- Sterelny, K. y Griffiths, P.E. 1999. *Sex and Death*. University of Chicago Press,

Chicago.

- Stillman, J.H. 2002. Causes and consequences of thermal tolerance limits in rocky intertidal porcelain crabs, genus *Petrolisthes*. *Integrative and Comparative Biology* 42: 790–796.
- Travers, S.E., Temeles, E.J., Pan, I. 2003. The relationship between nectar spur curvature in jewelweed (*Impatiens capensis*) and pollen removal by hummingbird pollinators. *Can. J. Botany* 81: 164-170.
- Vogel, S. 2003. *Comparative Biomechanics: Life's Physical World*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Waddington, C.H. 1956. Genetic assimilation of the bithorax phenotype. *Evolution* 10: 1-13.
- West-Eberhard, M.J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Wund, M.A., Baker, J.A., Clancy, B., Golub, J.L. y Foster, S.A. A test of the “flexible stem” model of evolution: ancestral plasticity, genetic accommodation, and morphological divergence in the threespine stickleback radiation. *American Naturalist* 172: 449–462.

LA TEORÍA DEL EQUILIBRIO PUNTUADO

Vladimir Cachón Guillén²⁷

Tradicionalmente, incluso antes de Darwin, el registro fósil ha sido considerado como un registro muy imperfecto y poco confiable ya que aportaba pruebas muy incompletas sobre el proceso evolutivo. Sin embargo, en 1972, Niles Eldredge y Stephen Jay Gould, dos paleontólogos norteamericanos, propusieron que el registro fósil no sólo era mucho más fiable de lo que normalmente se aceptaba, sino que demostraba que el proceso evolutivo ocurría de una manera muy diferente a lo que la mayoría de los paleontólogos sostenían. A su explicación sobre lo que realmente estaba ocurriendo se la conoció desde entonces como la *teoría del equilibrio puntuado* que para 1980, no sólo la comunidad de paleontólogos, sino los principales biólogos evolutivos, se encontraban polarizados a favor o en contra de esta nueva teoría.

Sin embargo, el equilibrio puntuado comenzó simplemente como un intento de hacer compatible las reconstrucciones paleontológicas del registro fósil con la teoría de especiación alopátrica propuesta por Ernst Mayr (1954,1963), la cual, aunque había sido ampliamente aceptada por los biólogos durante la conformación de la Nueva Síntesis Evolutiva, para los años setenta todavía no era tomada en cuenta por la comunidad de paleontológica. De hecho, los paleontólogos llevaban a cabo sus reconstrucciones del pasado evolutivo como si la especiación no ocurriera de manera geográfica ni en poblaciones concretas, sino en la especie como un todo, como si fuera un bloque monolítico cambiando en todas sus poblaciones en una misma dirección y de una misma manera. No sólo los paleontólogos no eran consistentes con la teoría de la especiación alopátrica, las filogenias que presentaban la mayoría de los libros de texto tampoco la tomaban en cuenta.

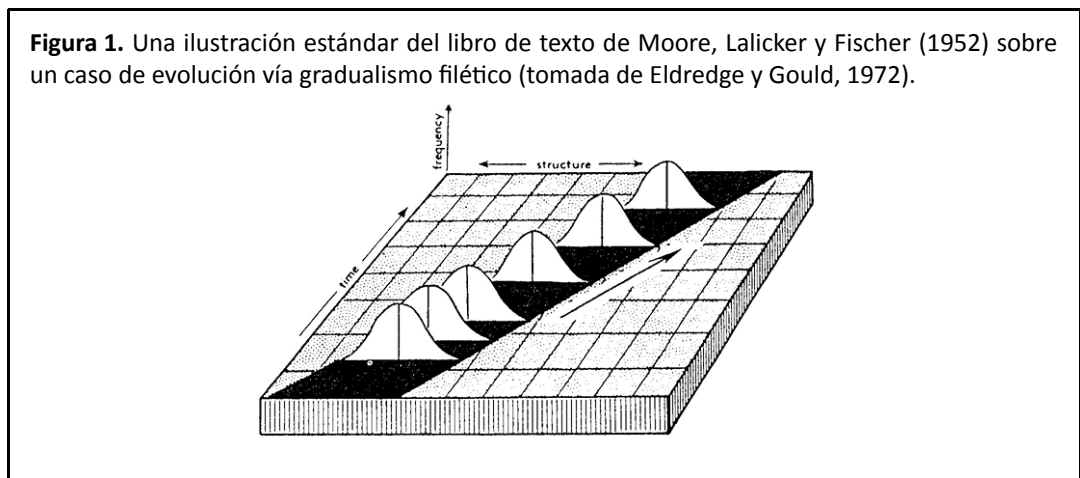
En este contexto, a principios de los años setenta Niles Eldredge publicó un artículo sobre la evolución de algunos invertebrados, entre ellos el trilobite *Phacops rana* (Eldredge 1971), que se basaba en una reconstrucción del registro fósil desde el punto de vista de lo que cabría esperar de acuerdo a un

modo de especiación alopátrico. Este artículo sirvió de base para que al año siguiente, con Stephen Jay Gould como coautor, ambos paleontólogos propusieran la teoría del equilibrio puntuado en un artículo titulado “Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism”, que formaba parte del libro *Models in Paleobiology*, editado por Thomas Schopf.

El planteamiento inicial de la teoría

La teoría del equilibrio puntuado fue presentada “en oposición” al modo prevaleciente de interpretar el registro fósil; a este modelo de interpretación tradicional Eldredge y Gould (1972) lo llamaron *gradualismo filético*. Por consiguiente, el primer paso será explicar qué es lo que estos paleontólogos definían con este término.

De acuerdo con Eldredge y Gould, desde Darwin y en adelante, la especiación había sido vista como si ocurriera del mismo modo que la evolución filética: como una larga secuencia de formas intermedias a través de cambios lentos e insensibles y, como los paleontólogos habrían formulado su modelo de interpretación para el origen de nuevos taxones basados en esta imagen, este modelo gradualista se presentaba como el modelo estándar, incluso en los libros de texto (ver la figura 1).



Eldredge y Gould decidieron bautizar a este modelo de especiación con el nombre de “gradualismo filético”, y lo definieron como aquel en el que:

1. Las nuevas especies surgen por la transformación de poblaciones ancestrales a través de su descendencia modificada.
2. La transformación es uniforme y lenta.
3. El proceso de transformación involucra, usualmente, a toda la

población ancestral.

4. El proceso de transformación tiene lugar a lo largo de toda el área de distribución de la especie.

Esta concepción de la especiación tiene varias consecuencias, dos de las cuales son particularmente importantes para la paleontología:

- Que idealmente el registro fósil para el origen de una especie debería consistir en una larga secuencia de formas continuas, donde las formas intermedias que ligaran los dos extremos estuvieran insensiblemente graduadas.
- Que las discontinuidades morfológicas dentro de una secuencia de fósiles se deberán, por lo tanto, a la imperfección del registro geológico.

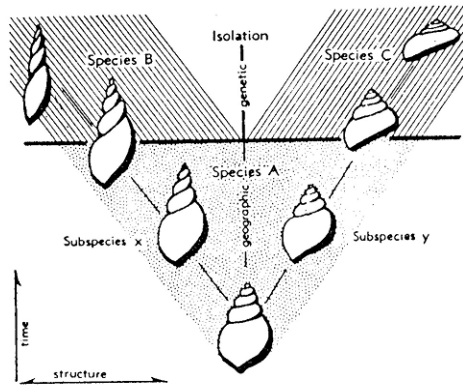
Según Eldredge y Gould, esta noción del gradualismo filético se encontraba tan hondamente implantada en la paleontología, que incluso influenciaba la decisión sobre qué casos merecían ser estudiados: si las discontinuidades del registro fósil son artificiales (como propuso Darwin y habían seguido sosteniendo los paleontólogos), entonces aquellas secuencias en que abunden las discontinuidades serán consideradas automáticamente como objetos de estudio pobres para una investigación evolutiva. Lo irónico era que, si las discontinuidades eran reales y servían para falsear el gradualismo filético, entonces la propia noción del gradualismo filético estaba excluyendo precisamente a las posibles investigaciones –aquellas que presentaban discontinuidades– de los casos que podrían refutarlo.

Por lo anterior, Eldredge y Gould comprendieron que no podían refutar el gradualismo filético a partir de los datos acumulados del registro fósil (seleccionados durante más de un siglo de una manera sesgada por la visión gradualista), sino que primero debían proponer una *nueva forma de ver* estos datos, y esta nueva imagen la proveía la teoría de la especiación alopátrica (Mayr, 1954, 1963).

No es que la teoría de especiación alopátrica fuera desconocida para el resto de los paleontólogos en 1972, sino que la influencia del gradualismo filético era tan grande que, en la práctica, todas las reconstrucciones paleontológicas se hacían *como si* sólo existiera el modelo del gradualismo filético, incluso cuando se mostraban ejemplos de especiación (ver la figura 2).

Figura 2. Un caso hipotético de especiación geográfica (del libro de Moore, Lalicker y Fischer) pero visto bajo la imagen del gradualismo filético: se nos presenta una transformación lenta y

gradual en ambos linajes (tomada de Eldredge y Gould, 1972).



Pero Eldredge y Gould se dieron cuenta de que, si se aplicaba el modelo de especiación alopátrica de Mayr a las reconstrucciones paleontológicas, las implicaciones iban a ser muy diferentes de las implicaciones del modelo del gradualismo filético. Como estableció Mayr, la especiación alopátrica surge en poblaciones pequeñas que han quedado aisladas geográficamente, en la periferia del rango principal de distribución de la especie²⁸. Estas poblaciones periféricas se convertirán en una nueva especie si mientras dura su aislamiento geográfico logran desarrollar mecanismos de aislamiento genético que impidan que se reinicie el flujo de genes con la población parental una vez que la barrera geográfica que las mantenía aisladas haya desaparecido.

Ahora bien, la primera consecuencia directa que es posible derivar al aplicar la teoría de la especiación alopátrica a la paleontología es que las nuevas especies fósiles no se pudieron haber originado en el mismo sitio en que vivían sus ancestros; por lo tanto, es extremadamente improbable que se pueda localizar la secuencia de cambios graduales que derivaron en un evento de división de linajes (o cladogénesis) simplemente buscando registro arriba en la misma columna estratigráfica.

Una segunda consecuencia de la especiación alopátrica es que, ya que la selección natural tiende a mantener a una población en equilibrio con su medio ambiente, las nuevas características morfológicas que distinguen a la especie descendiente de la especie ancestral estarán ya presentes inmediatamente después (si no es que incluso antes) del momento de consecución del aislamiento genético. Esta divergencia morfológica de la especie descendiente ocurre cuando la población es todavía pequeña y aún está ajustándose a las condiciones locales. Pero, una vez que la especie se encuentre bien establecida, es muy improbable que muestre cambios graduales. Por lo tanto, el registro fósil no mostrará una divergencia gradual

entre dos especies que guarden una relación de ancestro-descendiente, porque casi todos los cambios evolutivos habrán ocurrido *en otra parte* y durante un período muy breve de tiempo. Además, después de que la especie descendiente se logre establecer, se observarán muy pocos cambios evolutivos, excepto cuando ambas especies se vuelvan simpátricas por vez primera (momento en el que en el registro fósil se observará una aparente discontinuidad morfológica).

Si se tienen en cuenta estas consecuencias de la especiación alopátrica, es posible establecer cuál será el patrón esperado en el registro fósil: al seguir el rastro de una especie cualquiera a lo largo de una formación local, y mientras no haya ocurrido un cambio drástico en el medio ambiente, no se observará patrón alguno de cambio constante (más allá de oscilaciones alrededor de los valores medios), sino al contrario, una estasis morfológica y que de pronto una especie cercanamente emparentada (quizá una especie descendiente) entra –o “aparece”– en el registro paleontológico sin que haya evidencia de intergradaciones entre ambas. Una vez que las dos especies se han encontrado tampoco se observa una divergencia gradual entre ambas mientras duren simpátricas a lo largo de los niveles estratigráficos superiores. Finalmente, y bajo circunstancias extraordinarias, será posible encontrar el área geográfica donde la nueva especie evolucionó.

La teoría alopátrica aún permite derivar otra consecuencia con relación a la distribución espacial y temporal de una especie: que la mayoría de las variaciones morfológicas se encontrarán en poblaciones situadas en diferentes áreas geográficas y no en los diferentes niveles estratigráficos de una misma formación. Por lo tanto, los patrones que se observarán van a ser una adaptación geográfica a una heterogeneidad de micro-ambientes en el plano horizontal del espacio geográfico, al mismo tiempo que una falta de cambio evolutivo, o estasis, para cada uno de esos micro-ambientes en el plano vertical del tiempo.

En conclusión, y para contrastar con la definición dada anteriormente del gradualismo filético, se puede resumir de la siguiente manera las implicaciones para la paleontología que Eldredge y Gould derivaron de la especiación alopátrica o, dicho de otro modo, las propuestas iniciales de su teoría del equilibrio puntuado:

1. Las nuevas especies surgen por la división de linajes y evolucionan rápidamente a partir de poblaciones pequeñas, aisladas geográficamente de la forma ancestral.
2. Las nuevas especies se originan en un área muy reducida situada

generalmente en la periferia del rango de distribución de la especie ancestral, compuesta por pocos individuos, puesto que se trata de una población geográficamente aislada y sometida a presiones de selección distintas, esta evolución ocurre muy rápidamente.

3. Sin embargo, una vez que surge esta nueva especie, ya no experimentará cambios durante la mayor parte de su existencia, es decir, permanecerá en estasis.
4. Por consiguiente, el patrón evolutivo que se observará en cualquier registro fósil consistirá en una serie de largos periodos de estasis morfológica, puntuados por eventos esporádicos de evolución rápida (a partir de las poblaciones aisladas geográficamente).

Estos postulados tienen dos consecuencias importantes para la paleontología:

- En cualquier sección local que contenga a una especie ancestral, el registro fósil para el origen de la especie descendiente mostrará una marcada discontinuidad entre ambas formas. Sin embargo, esta discontinuidad indicará en realidad la inmigración de la forma descendiente al área de la especie ancestral desde la zona periférica en donde surgió y los cambios morfológicos que pudiera haber mostrado la especie ancestral –incluso si parecían direccionales a lo largo del tiempo– no guardarán necesariamente relación con los cambios morfológicos que muestre la especie descendiente (ya que estos últimos respondieron a las condiciones locales del área aislada en donde surgió). Además, y puesto que la especiación transcurre de manera muy rápida en pequeñas poblaciones separadas del rango de distribución de la especie ancestral, muy rara vez se podrá descubrir en el registro fósil el evento real de especiación.
- Muchas discontinuidades del registro fósil *son reales*; muestran la manera en que realmente ocurre la evolución en una área determinada y no fragmentos de un registro fósil incompleto; de modo que los saltos bruscos que a veces se observan en la columna estratigráfica de una localidad reflejan de manera adecuada lo que en realidad sucedió en esa localidad a través del tiempo (Eldredge y Gould, 1972, p.96).

La evolución de *Phacops rana*

Los estudios que realizó Eldredge (1971, 1972) sobre la evolución de *Phacops rana* se convirtieron en la principal base empírica inicial de la teoría del equilibrio puntuado. Por la claridad con que este caso ilustra el nuevo modelo propuesto por Eldredge y Gould, vale la pena reseñarlo con cierto detalle.

Figura 3. Un ejemplar fósil de *Phacops rana* del Devónico.



El trilobite *P. rana*, al igual que los restantes miembros de la familia de los facopideos, tiene unos ojos compuestos mucho más complejos que los de los trilobites de otras familias. Cada ojo consta de múltiples lentes diminutas, dispuestas en franjas verticales. Cada una de estas lentes está individualizada por su propia córnea; el tamaño y la disposición de los ojos sobre el cráneo, así como el número de lentes han ido variando en el curso de la evolución de los facopideos. En el caso de *P. rana* fue la variación en el número de franjas verticales de lentes, en las poblaciones de América del Norte la que aportó la clave que permitió conocer la evolución de la especie durante el Devónico medio. En esa época, la mitad este de América del Norte se hallaba cubierta por un mar epicontinental poco profundo.

Figura 4. Un acercamiento al cefalón de un fósil de *Phacops rana* en donde se pueden apreciar las franjas verticales de lentes oculares.



Los fósiles que permitieron a Eldredge seguir la evolución de *P. rana* se escalonan a lo largo de ocho millones de años. Los trilobites se recogieron por una parte en los sedimentos depositados por el mar epicontinental –la zona de distribución principal: Michigan, Ohio, Ontario– y, por otra parte, en la zona llamada marginal, un surco profundo excavado a lo largo del continente (en Nueva York y más al este). La sucesión estratigráfica de estos trilobites muestra una reducción en el número de franjas de las lentes oculares, que pasan de dieciocho a quince: una población con quince franjas reemplazaba a una población de diecisiete franjas, que a su vez había sucedido a una población de dieciocho franjas. Las comparaciones con otros *Phacops* muestran que dieciocho franjas representan el estado primitivo; sin embargo, Eldredge descubrió que las distintas poblaciones que se sucedían a lo largo de 8 millones de años en el mar epicontinental (el área de distribución principal de la especie) no manifestaban variaciones en el número de franjas; por el contrario, este carácter diagnóstico presentaba estasis. Las variaciones sólo aparecían en las poblaciones de trilobites descubiertas en la zona marginal situada más al este. Más aún, las poblaciones dotadas de diecisiete franjas verticales se habían individualizado allí rápidamente –por especiación alopátrica– y mucho antes de su aparición en el amplio mar situado al oeste. Durante más de dos millones de años los *Phacops* de diecisiete franjas habían sido contemporáneos de los *Phacops* de dieciocho franjas, pero formaban parte de una población aislada geográficamente.

El fenómeno se repitió después, de manera similar, en las poblaciones marginales de quince franjas. Estas poblaciones, con menor número de lentes oculares, sólo se dieron en zonas marginales producidas por una regresión marina, es decir, se trató nuevamente de pequeñas poblaciones sujetas a una evolución alopátrica. Posteriormente, las poblaciones de *P. rana* de quince

frangas fueron cercando la zona epicontinental y, aprovechando el retorno del mar, fueron sustituyendo a las poblaciones que vivían ahí con anterioridad. En la región epicontinental, la zona principal, no se produjo ninguna transformación gradual *in situ*. La especie *P. rana* resultó ser una especie en estasis, y los cambios evolutivos ocurrieron rápidamente sólo en las poblaciones marginales, conforme al modelo de especiación geográfica. Así pues, y contra lo que se aceptaba antes del estudio de Eldredge, no hubo un gradualismo filético en la reducción del número de lentes oculares en *P. rana*, sino una estasis puntuada por eventos de especiación alopátrica, durante los cuales ocurrió el cambio evolutivo.

El equilibrio puntuado y la filogenia de los homínidos

Al hacer hincapié en la necesidad de tener en cuenta la especiación geográfica para interpretar el pasado evolutivo, salta a la vista que no sólo las reconstrucciones que hacían los paleontólogos estaban simplificando demasiado la realidad (al suponer que todas las formas intermedias deberían estar en el registro fósil ideal de una misma localidad), sino que también los sistemáticos la han simplificado al máximo (al menos en sus representaciones gráficas), ya que la mayoría de las reconstrucciones filogenéticas presentan a las especies evolucionando unas de otras, sin coexistir en el tiempo, sino sucediéndose, cuando en realidad las que evolucionan son algunas poblaciones que, casi siempre, terminan coexistiendo por largos períodos de tiempo con otras poblaciones de la forma ancestral que les dio origen y que estaban situadas en otras localidades geográficas.

Este tipo de reconstrucciones simplistas en que se presentaba un linaje evolucionando por anagénesis (o *gradualismo filético*, según la terminología de Eldredge y Gould) era particularmente empleado en la década de los años setenta, en el caso de los homínidos. La evolución humana era vista como una escalera hacia el progreso; una clara tendencia evolutiva hacia una mayor capacidad craneal, la cual había evolucionado gradual y sostenidamente desde *Australopithecus africanus* hasta el *Homo sapiens*.

Sin embargo, para mediados de los setenta, nuevas evidencias condujeron a los autores del equilibrio puntuado a afirmar que el linaje de los homínidos era, más que una escalera de gradualismo filético, un árbol lleno de ramas que se originaban rápidamente y después entraban en una prolongada estasis (Eldredge y Tattersall 1975; Gould 1976). En estos artículos se sostiene que no hay evidencia directa de gradualismo dentro de ningún taxón de homínidos (*A. africanus*, *A. robustus*, *A. boisei*, *H. habilis*, *H. erectus* e, incluso, *H. sapiens*). La tendencia evolutiva progresiva que solía presentarse estaba formada, en realidad, por la supervivencia diferencial de taxones discretos. Basados en el descubrimiento del homínido E.R. 1470 por parte de Richard Leakey, Gould y Eldredge argumentaron que el género *Homo* no pudo haber evolucionado gradualmente a partir de *A. africanus*, ya que el *Homo* 1470, con su capacidad craneal de casi 800 cc. vivió en simpatria con los australopitecinos, hace tres millones de años. *Homo* tuvo que evolucionar de manera alopátrica de sólo una población de *A. africanus* y después coexistió con las demás poblaciones de *A. africanus* que se mantuvieron en estasis en otras regiones.

El equilibrio puntuado y la filogenia de los homínidos

Al hacer hincapié en la necesidad de tener en cuenta la especiación geográfica

para interpretar el pasado evolutivo, salta a la vista que no sólo las reconstrucciones que hacían los paleontólogos estaban simplificando demasiado la realidad (al suponer que todas las formas intermedias deberían estar en el registro fósil ideal de una misma localidad), sino que también los sistemáticos la han simplificado al máximo (al menos en sus representaciones gráficas), ya que la mayoría de las reconstrucciones filogenéticas presentan a las especies evolucionando unas de otras, sin coexistir en el tiempo, sino sucediéndose, cuando en realidad las que evolucionan son algunas poblaciones que, casi siempre, terminan coexistiendo por largos períodos de tiempo con otras poblaciones de la forma ancestral que les dio origen y que estaban situadas en otras localidades geográficas.

Este tipo de reconstrucciones simplistas en que se presentaba un linaje evolucionando por anagénesis (o *gradualismo filético*, según la terminología de Eldredge y Gould) era particularmente empleado en la década de los años setenta, en el caso de los homínidos. La evolución humana era vista como una escalera hacia el progreso; una clara tendencia evolutiva hacia una mayor capacidad craneal, la cual había evolucionado gradual y sostenidamente desde *Australopitecus africanus* hasta el *Homo sapiens*.

Sin embargo, para mediados de los setenta, nuevas evidencias condujeron a los autores del equilibrio puntuado a afirmar que el linaje de los homínidos era, más que una escalera de gradualismo filético, un árbol lleno de ramas que se originaban rápidamente y después entraban en una prolongada estasis (Eldredge y Tattersall 1975; Gould 1976). En estos artículos se sostiene que no hay evidencia directa de gradualismo dentro de ningún taxón de homínidos (*A. africanus*, *A. robustus*, *A. boisei*, *H. habilis*, *H. erectus* e, incluso, *H. sapiens*). La tendencia evolutiva progresiva que solía presentarse estaba formada, en realidad, por la supervivencia diferencial de taxones discretos. Basados en el descubrimiento del homínido E.R. 1470 por parte de Richard Leakey, Gould y Eldredge argumentaron que el género *Homo* no pudo haber evolucionado gradualmente a partir de *A. africanus*, ya que el *Homo* 1470, con su capacidad craneal de casi 800 cc. vivió en simpatria con los australopitecinos, hace tres millones de años. *Homo* tuvo que evolucionar de manera alopátrica de sólo una población de *A. africanus* y después coexistió con las demás poblaciones de *A. africanus* que se mantuvieron en estasis en otras regiones.

Especiación geográfica aplicada a la paleontología, ¿o una nueva teoría?

Hasta aquí se ha expuesto cómo Eldredge y Gould pugnaron por aplicar la teoría de especiación alopátrica, o geográfica, de Ernst Mayr a la paleontología y por asumir las consecuencias que se derivaban de ello, en un intento por

obtener una interpretación más adecuada de los datos aportados por el registro fósil y de los eventos de especiación del pasado. Entonces cabe preguntarse, ¿acaso la teoría del equilibrio puntuado no es otra cosa que la teoría de especiación geográfica de Mayr, sólo que aplicada a la paleontología?; la respuesta es no.

La teoría del equilibrio puntuado ciertamente adopta la de especiación geográfica y la aplica a las reconstrucciones paleontológicas del pasado y del registro fósil, pero es más que eso; al modelo de especiación geográfica añade la contrapartida de la estasis morfológica posterior (elemento ausente en Mayr) y extrapola la teoría de Mayr –diseñada para el nivel de poblaciones y especies– a los demás eventos y niveles macroevolutivos, llevándola hasta sus últimas consecuencias, para obtener así una nueva teoría de la macroevolución. Más aún, la teoría del equilibrio puntuado comenzó a radicalizarse apenas cinco años después de su publicación inicial (ver Gould y Eldredge, 1977; Gould 1980, 1982a) y pronto defendió la idea de que los cambios evolutivos están concentrados, casi exclusivamente, en los eventos de especiación.

Estas diferencias fueron reconocidas, en primer lugar, por el mismo Mayr (1992) quien criticó a Gould y a Eldredge haber “llevado tan lejos”, y de una manera tan radical, su teoría de especiación geográfica. Pero veamos en qué consisten estos tres elementos diferenciadores: la estasis, la selección de especies y la evolución por especiación.

El problema de la estasis

La estasis, o ausencia de cambio evolutivo durante largos períodos de tiempo, es uno de los fenómenos más llamativos que se observa en el registro fósil de muchas especies. El fenómeno no puede ser ignorado bajo la hipótesis de que se trata del efecto de una selección normalizadora, ya que esta ausencia de cambios fenotípicos ocurre, incluso, a lo largo de períodos en que pueden constatar importantes alteraciones en el medio ambiente en que vivió la especie. Sin embargo, y por alguna razón que no resulta clara, el fenómeno no pareció haber llamado la atención de los principales biólogos evolutivos hasta que Eldredge y Gould lo incorporaron como un elemento clave de su teoría. Una vez que esto sucedió, y que comenzó la polémica entre puntuacionistas y neodarwinistas, la estasis fue uno de los pocos elementos de la teoría del equilibrio puntuado aceptada ampliamente por la corriente neodarwinista como “un fenómeno que clama por una explicación” (Maynard Smith, 1984).

Eldredge y Gould buscaron esta explicación desde su artículo conjunto inicial, en donde acudieron, una vez más, a las ideas de Ernst Mayr para ofrecer

una posible causa:

La respuesta reside, probablemente, en una visión de las especies e individuos como sistemas homeostáticos, increíblemente protegidos para resistir cambios y mantener su estabilidad frente a influencias que puedan alterarla. Este concepto fue apoyado particularmente por Lerner (1954) y Mayr (1963) [...]. Bajo esta visión, la importancia de las poblaciones periféricas y aisladas reside en su tamaño pequeño y en el ambiente extraño, más allá de la frontera de la especie, que ahora habitan, ya que sólo ahí las presiones de selección son lo suficientemente fuertes y la inercia de los grandes números se encuentra lo suficientemente reducida como para producir la “revolución genética” (Mayr, 1963, p.533) que vence la homeostasis (Eldredge y Gould, 1972, p.114).

De manera que, para explicar la estasis y su eventual superación en los eventos de especiación a través de poblaciones alopátricas, Eldredge y Gould adoptan la misma explicación teórica que Mayr había adelantado desde 1954 (y no hasta 1963, como dice la cita): que existe una cohesión del genotipo, dada por la mutua adaptación de algunos conjuntos de genes, cohesión que sólo puede ser rota durante los eventos de especiación de pequeñas poblaciones aisladas geográficamente del resto de la población principal (probablemente porque la representación alélica de los individuos aislados no es típica, y al cesar el flujo génico la cohesión genotípica puede ser superada más fácilmente). Sin embargo, ya convencidos de la realidad de la cohesión del genotipo, Eldredge y Gould fueron más lejos que el propio Mayr y, en uno de los últimos párrafos de su artículo, declararon que la cohesión de las especies biológicas no es mantenida por el flujo génico entre los individuos que la componen, sino que emerge *como una consecuencia histórica* de que las especies se hayan originado a partir de pequeñas poblaciones periféricas y aisladas, momento en el que adquieren su particular y poderosa cohesión genotípica.

Sin embargo, la teoría de una cohesión del genotipo, o de la homeostasis génica, no ha sido confirmada desde que Mayr y Lerner la propusieron; esto hizo que, años después, Eldredge y Gould (1988) propusieran otra posible solución teórica al problema de la estasis: el *rastreo de hábitats*. Según esta hipótesis, cuando el medio ambiente original de las especies sufre alteraciones, sus poblaciones se trasladan hacia otros sitios, rastreando hábitats similares a aquellos para los cuales se encuentran adaptadas. Este rastreo de nuevos hábitats adecuados les permite a las poblaciones evitar las nuevas presiones de selección y mantenerse sin cambios, en estasis. Por supuesto, habría poblaciones incapaces de trasladarse, en cuyo caso enfrentarían la extinción –

como segundo fenómeno en orden de probabilidad– y solamente en última instancia –el tercer fenómeno en orden de probabilidad– permanecerían y sobrevivirían en el medio ambiente alterado, en cuyo caso sí evolucionarían para enfrentar las nuevas presiones selectivas.

La selección de especies

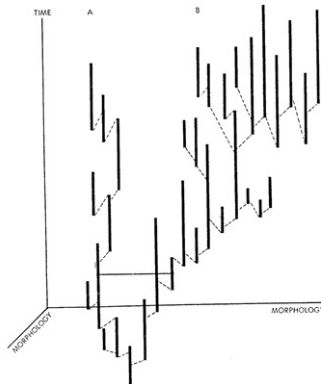
Uno de los fenómenos que más ha llamado la atención de los paleontólogos es el de las *tendencias evolutivas*. Para explicarlas, paleontólogos no darwinistas, como Schindewolf (1950), propusieron que había una tendencia innata en ciertas especies a evolucionar en una dirección particular, a lo cual llamaron *ortogénesis*. Simpson (1944), en cambio, propuso el término de *ortoselección* para explicarlas de manera darwinista y bajo la forma de una selección direccional mantenida por largos períodos de tiempo. Según esta explicación, una tendencia evolutiva (por ejemplo, el aumento en la capacidad craneal de los homínidos) se debe a que el linaje ha estado expuesto a una presión de selección direccional, permanente y prolongada, que va acumulando mutaciones en la dirección que, después de largos períodos de tiempo, termina mostrando la tendencia evolutiva.

Sin embargo, Eldredge y Gould se percataron de que al llevar el modelo del equilibrio puntuado a sus últimas consecuencias, la explicación podía muy bien ser otra. Recurriendo a la idea de Sewall Wright (1967) de que, “así como las mutaciones en una población son estocásticas con respecto a la selección, de la misma manera la especiación podría ser estocástica respecto al origen de los taxones de alto rango”, y agregando a esta idea el modelo de especiación geográfica, Eldredge y Gould proclamaron que *las adaptaciones que experimentan las poblaciones periféricas y aisladas a las condiciones locales en que viven, son estocásticas con respecto a los cambios direccionales de largo plazo (las tendencias evolutivas) del taxón superior al que pertenecen*.

De esta manera, para los autores del equilibrio puntuado lo que en realidad sucede es que cuando dentro de un mismo linaje ocurren eventos de especiación, cada uno de estos eventos equivale a una “exploración” o “experimentación”, en la que diferentes poblaciones invaden de manera estocástica una serie de nuevos ambientes, periféricos y aislados. Sin embargo, dada la constitución genética que estas poblaciones han heredado de los componentes ancestrales de su linaje, inevitablemente resultará que para algunas de ellas los nuevos ambientes en que se encuentren las conducirán a una nueva y mejorada eficiencia, entonces esas especies recién formadas prosperarán más que las demás, sobreviviendo diferencialmente (no sus individuos, sino como especies). El efecto neto, a largo plazo, será una aparente

tendencia en el linaje; sin embargo, las variaciones iniciales (cada especie nueva que se formó) habrán sido estocásticas con respecto al cambio direccional que se pueda interpretar *a posteriori* (ver figura 5).

Figura 5. Un esbozo en tres dimensiones que contrasta un patrón de relativa estabilidad (A) con otro con una tendencia evolutiva (B), en la cual la especiación (líneas puntuadas) ocurre en ambos linajes principales (A y B). El cambio morfológico está representado en los ejes horizontales, mientras que el eje vertical es el tiempo. Visto en retrospectiva podría trazarse un patrón de selección direccional en (B), a pesar de que nunca lo hubo: el único patrón fue el de estasis en las especies y de supervivencia diferencial entre las diferentes especies según el cambio morfológico particular que desarrollaron (tomada de Eldredge y Gould, 1972).



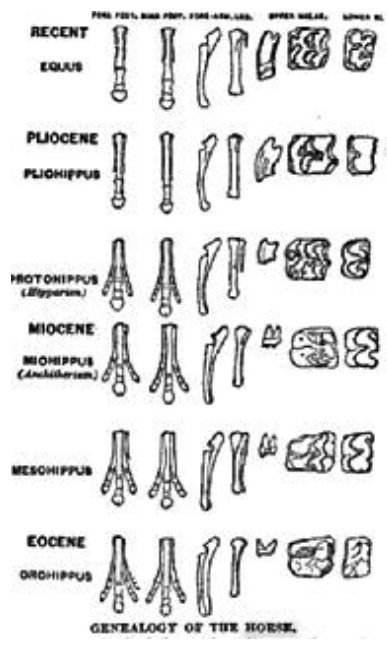
Así pues, una de las consecuencias de la selección de especies es que, retrospectivamente, se puede observar un aparente cambio direccional en la historia evolutiva de algunos linajes, si bien este en realidad ha sido producto de la supervivencia diferencial de algunas de las especies de este linaje sobre otras. Pero la mejor manera de visualizar la diferencia entre la interpretación tradicional de las tendencias evolutivas, y la que derivaron Eldredge y Gould a partir de extrapolar las consecuencias del equilibrio puntuado, es analizando un ejemplo concreto.

Probablemente la tendencia evolutiva más conocida –además de la que muestra un aumento en la capacidad craneal de los homínidos– es la del linaje de los caballos. Sin embargo, en la opinión de Gould (1996) es quizá uno de los ejemplos de interpretación más erróneos que se presentan en el estudio de la evolución.

A partir de la reconstrucción filogenética elaborada por el paleontólogo norteamericano Othniel C. Marsh en la segunda mitad del siglo XIX, quedó establecida la triple tendencia evolutiva que, aun hoy día, se muestra en los principales museos de historia natural: (1) una reducción en el número de dedos que comenzó en la especie conocida más antigua, con un número de cuatro en las patas delanteras y tres en las traseras, los cuales se redujeron

después a tres dedos funcionales en las cuatro patas, evolucionando más adelante a un dedo central con dos dedos laterales reducidos y no funcionales, hasta llegar a la especie actual, con un solo dedo central y estructuras vestigiales de los laterales; (2) un aumento continuo en la altura de los molares, junto con una mayor elaboración de las cúspides de las coronas; y (3) otro aumento sostenido, esta vez en la talla de las especies, que pasó del tamaño inicial equivalente a un perro fox terrier, hasta la altura mucho mayor de la especie actual (ver figura 6).

Figura 6. La evolución lineal y progresiva del linaje de los caballos, que muestra, en orden estratigráfico, el número decreciente de los dedos y la altura creciente de los molares (tomada de Marsh O.C., 1876).

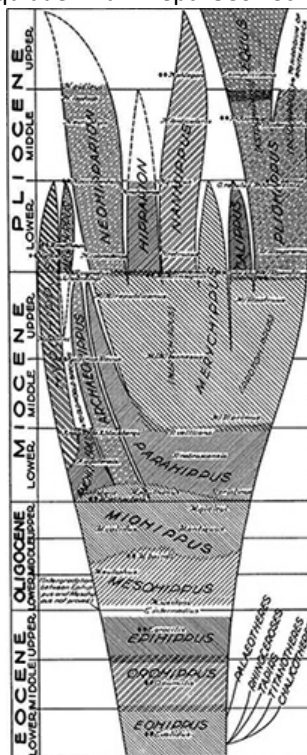


Para Gould estas tendencias son correctas en un sentido legítimo, aunque muy limitado. Los caballos del género ancestral *Hyracotherium* (antes *Eohippus*), eran efectivamente pequeños, con molares bajos y con cuatro dedos al frente y tres en las patas traseras. Asimismo, es probablemente correcta la interpretación estándar sobre la causa de estas modificaciones, que apunta hacia un cambio en su hábitat (desde áreas boscosas iniciales, donde los tres dedos eran útiles para no hundirse en la tierra húmeda, hasta las llanuras de tierra seca y comprimida, donde un único dedo proporcionaba mayor velocidad) y en su modo de alimentación (desde el ramoneo inicial hasta el ulterior pastoreo, para el cual hacen falta muelas mucho más resistentes debido al contenido de sílice de los pastos). Si se trazan rectas que unan los

puntos de las ocho principales especies fósiles, entre *Hyracotherium* y el género actual, *Equus*, se formará una línea que mostrará, efectivamente, las tres tendencias.

Pero el linaje que va de *Hyracotherium* a *Equus* representa solamente un sendero en medio de un árbol evolutivo muy ramificado, el cual se fue complicando y reduciendo a lo largo de los últimos 55 millones de años. Dentro de este complejo patrón evolutivo, no hay nada que permita interpretar que las citadas tendencias del linaje sobreviviente representaran una tendencia general, y tampoco una tendencia principal.

Figura 7. La filogenia compleja y ramificada del linaje de los caballos (From Stirton, R. A. 1940. "Phylogeny of North American Equidae". Bull. Dept. Geol. Sci., Univ. California 25(4): 165-198.



Gould afirmó (1976, 1996), metafóricamente, que el gradualismo filético tradicional tiende a mostrar *escaleras* (una única tendencia evolutiva ascendente) donde realmente hubo *arbustos* (una multitud de tendencias evolutivas en diferentes direcciones, donde ninguna de ellas era más importante que el resto). De hecho, el caso de los caballos –como muchos otros ejemplos de aparentes tendencias evolutivas– está más cerca de ser una historia filogenética de numerosos fracasos con un único linaje sobreviviente, que la historia sobre una tendencia general ascendente y exitosa.

En la figura 7 se puede observar que el árbol evolutivo de los caballos está copiosamente ramificado, así como el hecho de que ninguna rama podría ser considerada como la principal a partir de la cual parten las demás. Por consiguiente, ¿dónde, en medio del bosque de ramificaciones, se podrá decir que está surgiendo una tendencia evolutiva? El *arbusto* presenta numerosas ramificaciones igualmente importantes, aunque sólo la del género *Equus* ha sobrevivido hasta nuestros días y cada una de las otras puntas del árbol evolutivo serviría para trazar otros tantos linajes válidos hacia atrás, hasta llegar a *Hyracotherium*, sólo que cada uno de estos otros linajes nos conduciría a inferir diferentes tendencias evolutivas.

Así pues, estas tendencias no son eventos reales, sino reconstrucciones a posteriori de un proceso que, en realidad, seleccionó a lo largo del tiempo a determinadas especies sobre otras (que no es lo mismo que decir que se seleccionó a los individuos de una especie sobre los individuos de otras especies). A este proceso Steven Stanley (1975a) lo denominó *selección de especies* y, una vez propuesto por él, el término fue adoptado por todos los puntuacionistas.

La heurística explicativa de la selección de especies

Stanley (1975b) ilustró el poder explicativo de la teoría de la selección de especies para descifrar la razón de la gran diversidad de especies con reproducción sexual. El argumento tradicional se ha centrado en los beneficios adaptativos *inmediatos* que la reproducción sexual otorga a los organismos; a saber, que el sexo acelera la evolución al proveer mecanismos de recombinación genética, permitiendo la rápida propagación en una población de las mutaciones favorables. Sin embargo, Stanley propuso otro argumento, basado *retrospectivamente* en la historia evolutiva: los clones asexuales no especian fácilmente, mientras que los clados sexuales tienen una probabilidad mucho más alta de dividirse en nuevas especies, ya que los individuos que se entrecruzan forman poblaciones que, con frecuencia, se separan en subgrupos aislados geográficamente. De esta manera, con el tiempo las especies sexuales han resultado mucho más numerosas, no porque el sexo en sí mismo provea ventajas adaptativas importantes –después de todo, las especies asexuales son igualmente exitosas y abundantes si las evaluamos con base en el número de organismos que contienen– sino, simplemente, porque mantienen una alta capacidad de especiación, mientras que los clones no.

En 1977 Gould y Eldredge emplearon la teoría especiacional en un segundo caso, para rebatir los estudios evolutivos sobre organismos asexuales, como el llevado a cabo por Ozawa (1975), que mostraban patrones graduales de

cambio y, por consiguiente, refutaban el equilibrio puntuado. Gould y Eldredge argumentaron que estos estudios debían llevarse a cabo en términos de su propia unidad, la cual mostraría un patrón tan puntuado como la historia de los metazoos con reproducción sexual, pero en el caso de los organismos asexuales la unidad debía ser el clon, no la especie. Argumentaron que en los procariotas la variabilidad surge por medio de nuevos clones que se producen rápidamente por alguna mutación (lo que sería análogo a que se produzcan de manera puntuada). La evolución, en este caso, procede al seleccionar subgrupos dentro del grupo de clones en competencia, y si se pudiera “entrar al mundo protista” se vería este proceso de “selección de clones” como puntuado. Pero, como estamos influidos por nuestra propia perspectiva al tratar a este grupo de clones como a una especie, lo que vemos es un gradualismo filético, cuando en realidad se trata del análogo clonal de una tendencia evolutiva producida mediante equilibrio puntuado y selección de especies (o de clones, en este caso).

La radicalización de la teoría: la evolución por especiación y los diferentes niveles de selección

Algunas teorías suelen irse ajustando con el tiempo y, aunque sus proposiciones básicas suelen mantenerse relativamente estables, algunos de sus postulados son modificados o ampliados por sus propios autores en publicaciones posteriores. La teoría del equilibrio puntuado es uno de estos casos.

Cuando se publicó, en 1972, la teoría no fue presentada como un reto a la Nueva Síntesis Evolutiva, por el contrario, se la presentó como la mejor manera de “ubicar a la paleontología” dentro de los postulados teóricos de la Nueva Síntesis. Pero sus autores comenzaron a radicalizar algunos de sus postulados apenas cinco años después (Gould y Eldredge, 1977) y, al empezar la década de los ochenta (Gould, 1980, 1982a, 1982b), la teoría no sólo no era considerada como parte de la Nueva Síntesis, sino como algo que se le oponía y que representaba el núcleo de una necesaria revisión de la Síntesis Evolutiva. En esa época la teoría del equilibrio puntuado había transitado hacia lo que Mayr (1992) denominó una “teoría de evolución por especiación”.

A partir de su segundo artículo conjunto en 1977, Gould y Eldredge comenzaron a afirmar que en realidad, si al equilibrio puntuado se le agrega la selección de especies y todas sus implicaciones, el resultado es una nueva teoría de la macroevolución: la *teoría especiacional de la macroevolución*, en la cual el fenómeno de la especiación se interpone como un nivel intermedio entre las tendencias macroevolutivas y los eventos evolutivos que ocurren al

interior de las poblaciones (Gould y Eldredge, 1977, p.140). De este modo, las especies -y no los fenómenos microevolutivos, como sostenía Simpson (1944, p.124)- se convirtieron en la materia prima de la macroevolución.

Según esta posición, los cambios evolutivos ocurren únicamente –o al menos en su mayor parte– durante los eventos de especiación. Una vez que una especie ha surgido no vuelve a experimentar cambios importantes y permanece en estasis hasta su extinción, o bien hasta el siguiente evento de especiación. Dicho en otras palabras, se trata de una evolución por especiación.

Es importante aclarar que la teoría especiacional no es presentada por Gould y Eldredge como una teoría aparte de la teoría del equilibrio puntuado, sino como la parte macroevolutiva de su modelo. De hecho, ambas teorías se refuerzan mutuamente y constituyen las dos caras de una misma moneda. La individualización de las especies en el tiempo que permite el equilibrio puntuado da sustento teórico a la selección de especies²⁹; a su vez, algunas consecuencias de la teoría especiacional refuerzan las tesis del modo de especiación que se propone en el equilibrio puntuado, que permitieron a Gould y Eldredge afirmar que las reconstrucciones filogenéticas que se pueden hacer mediante la teoría especiacional prueban que “la anagénesis es solamente una cladogénesis filtrada a través de la fuerza directriz de la selección de especies” (Gould y Eldredge, 1977, p.141).

Pero, ¿es la selección de especies enteramente análoga a la selección natural actuando sobre los individuos de una población? Si así fuera, la lógica nos dice que las especies sobrevivientes deberían estar constituidas por individuos que tuvieran un valor medio de adecuación más alto que los individuos de las especies que se extinguieron. Sin embargo, Gould y Eldredge dicen otra cosa:

[Las especies que tienen éxito] tienen mayor probabilidad de ser la progenie de especies parentales que lograron tomar ventaja de oportunidades raras, ofrecidas ocasionalmente cuando los equilibrios generales de la Tierra se rompen: espacios ecológicos sin llenar en tierras recién emergidas, o un mundo relativamente vacío cuya fauna fue diezmada por una catástrofe. Los colonizadores pueden ser los ganadores simplemente por ser los primeros, no por ser mejores en un sentido newtoniano, mecánico. Habiendo sido los primeros, puede ser que logren aferrarse indefinidamente, a menos que ellos mismos sean diezmados por un episodio de extinción no-dependiente de la diversidad [...]

La virtual irrelevancia, en muchos casos, de la superioridad morfológica respecto al éxito de un clado puede explicar, en gran medida, la enigmática observación de que en la historia de la vida se puedan leer tan pocas historias

de perfección creciente en el diseño (Gould y Eldredge 1977, p.144).

Por lo tanto, sí hay una dinámica propia emergente en la selección de especies que no puede preverse en el nivel inferior de la selección natural actuando sobre individuos, y en esta dinámica, las oportunidades ecológicas, y la suerte de ser las primeras especies en encontrarlas, juegan un papel fundamental. Un papel que, de hecho, a veces lleva a Gould y Eldredge a trasladar a un segundo plano el valor adaptativo de los caracteres fenotípicos individuales.

Una vez convencidos del poder explicativo de la selección de especies, Eldredge y sobre todo Gould, desarrollaron la idea de que, en realidad, la evolución biológica opera en múltiples niveles de selección, y que la selección natural actuando al nivel del individuo era únicamente uno de esos niveles. Sin embargo, dado que los neodarwinistas hacían hincapié en que la selección sólo actuaba al nivel del individuo, si acaso también de los genes, Gould dio el mayor giro hacia la radicalización, a principios de los años ochenta, cuando publicó un artículo en el que se preguntaba si la teoría darwinista tradicional estaba acabada (Gould, 1980), y que, en todo caso, necesitaba ser seriamente revisada y ampliada (Gould 1982a, 1982b) para incluir en ella a los niveles de selección faltantes:

Dejando de lado los asuntos de terminología, la teoría jerárquicamente construida no sería darwinismo en el sentido en que éste es concebido tradicionalmente; sería una teoría más rica y una teoría diferente. Pero encarnaría, en su forma abstracta, la esencia del argumento darwinista, expandido para funcionar en cada nivel. Cada nivel genera variación entre sus individuos: la evolución ocurre en cada nivel mediante una selección entre individuos, con el éxito diferencial de algunos y su progenie. La teoría jerárquica, por tanto, representaría un tipo de “darwinismo superior”, habiendo perdido la sustancia del reclamo reduccionista hacia los organismos, pero con el dominio del argumento de estilo “seleccionista” abstracto expandido.

Más aún, la selección operará de manera diferente en los objetos de los diversos niveles. Los fenómenos de un nivel tienen análogos en otros, pero no una operación idéntica (Gould, 1982a, p.386).

Para evitar confusiones sobre en qué nivel está operando la selección en cada caso concreto, Gould (1982b) propone que la determinación del nivel en que opera la selección dependa de que ocurra gracias a propiedades que sólo se presentan a dicho nivel (habida cuenta de que, en cada nivel, surgen propiedades emergentes):

El reconocimiento de nuevos niveles no requiere de selección de grupo a

ese nivel en todos los casos. Pero sí requiere la emergencia de propiedades no predecibles a partir del comportamiento de las entidades en el nivel inmediatamente inferior. La jerarquía depende de poder individualizar; cada nivel debe basarse en entidades lo suficientemente estables como para adquirir propiedades evolutivas propias (Gould, 1982b, p.94).

La evidencia empírica a favor de la teoría

Además del caso ya descrito de la evolución de *Phacops rana*, se han publicado numerosos casos que documentan reconstrucciones evolutivas consistentes con el modelo del equilibrio puntuado. Sin embargo, ninguno ha sido tan contundente y tan sólidamente respaldado con tanta evidencia fósil como el estudio llevado a cabo por Williamson (1981a) sobre la especiación de moluscos en la cuenca de Turkana, en el noreste de Kenya, en una secuencia de estratos correspondientes al Cenozoico tardío. Esta secuencia resultó particularmente útil para su estudio ya que los taxones fósiles que contiene están inusualmente bien representados, son muy abundantes, pertenecen a grupos taxonómicos muy heterogéneos y a linajes que aún tienen especies vivas, por lo que resulta posible hacer comparaciones e inferencias con ellas.

Williamson analizó y tomó medidas a miles de especímenes correspondientes a trece linajes diferentes (entre ellos destacaron los prosobranquios *Bellamyia unicolor* y *Melanoides tuberculata*). Sus resultados arrojaron un patrón filogenético consistente con el previsto por el modelo del equilibrio puntuado: períodos muy largos de estasis morfológica y en todos los linajes estudiados aparecían puntuados por rápidos episodios de cambio fenotípico. En ningún linaje se apreciaba una tendencia gradual y constante de cambio morfológico. Además, al menos en dos casos, habían quedado claramente documentados los eventos de especiación ocurridos en poblaciones periféricas aisladas (como predice la teoría de especiación geográfica de Mayr).

Williamson consiguió establecer tres puntos principales: (1) que todos los linajes estudiados exhibían una estasis morfológica durante largos períodos (de tres a cinco millones de años); (2) que el cambio evolutivo en cada linaje estaba concentrado en eventos de especiación relativamente rápidos (ocurridos en un lapso de 5,000 a 50,000 años); y (3) que los eventos de especiación estuvieron acompañados de una pronunciada inestabilidad del desarrollo en las poblaciones transitorias.

Otros de los primeros artículos que convalidaron el modelo del equilibrio puntuado fueron los de Kellogg y Hays (1975) sobre la evolución de radiolarios. Estos paleontólogos descubrieron que hace aproximadamente 1.9 millones de

años una pequeña población de la especie *Eucyrtidium calvertense* invadió las aguas subárticas al norte de la Convergencia Ártica. Allí evolucionó rápidamente y de manera alopátrica hasta convertirse en *E. matuyamai*, una especie más robusta y de mayor tamaño que poco después invadió el rango geográfico de su especie ancestral. Durante los dos millones de años transcurridos antes de este evento, el tamaño de *E. calvertense* había manifestado estasis; sin embargo, y al contacto con *E. matuyamai*, su tamaño comenzó a decrecer rápidamente. Cuando, poco después del encuentro de ambas especies, *E. matuyamai* se extinguió, la evolución de *E. calvertense* hacia un tamaño menor cesó.

Otros artículos que también validaron empíricamente el modelo puntuado fueron llevados a cabo por Fortey (1974), que estudió los trilobites olenidos de Spitsbergen, y por Robison (1975), que llevó a cabo un estudio con trilobites agnóstidos del Cámbrico medio en el noroeste de los Estados Unidos, en el que concluyó que “la mayoría de las especies del suborden Agnostina no se encuentran intergraduadas y encajan mejor en el modelo de especiación alopátrica” (Robison 1975, p.219).

El primer estudio consistente con el equilibrio puntuado, que no tuvo que ver con invertebrados marinos sino con un mamífero, lo llevó a cabo Heaton (1993), quien investigó el caso de los *Ischyromys*, un género de roedores del Oligoceno. Durante el Orellense (la parte media del Oligoceno) los *Ischyromys* del oeste norteamericano habían sido objeto de una interpretación tradicional consecuente con el gradualismo filético. La secuencia del Orellense había sido interpretada como la crónica de un incremento constante de tamaño en el seno de una sola especie evolutiva. De esta manera, se había presentado a *I. parvidens* como evolucionando por anagénesis hasta convertirse en *I. typus*; sin embargo, el trabajo realizado por Heaton sobre varios miles de especímenes permitió refutar esta idea, en favor de una interpretación puntuada. Heaton descubrió que en realidad ambas especies tuvieron un período en el que coexistieron, y que el cambio en el tamaño promedio que se tomaba como prueba de anagénesis representaba en realidad un reemplazo.

Después de un tiempo de haber coexistido durante el Orellense inferior, *I. parvidens*, la especie menor, se extinguió y en el Orellense superior sólo perduró la de mayor tamaño, *I. typus*. Ninguna de las dos especies mostraba modificaciones significativas durante su rango de existencia; por el contrario, la mayor parte del tiempo exhibían estasis. La antigua idea sobre un incremento gradual de tamaño se debía, por tanto, al resultado de confundir ambas especies y tratarlas como si constituyeran una sola forma.

La controversia y la retórica

En el ámbito de la paleontología, la polémica en torno a la teoría del equilibrio puntuado comenzó casi inmediatamente después del artículo de Eldredge y Gould de 1972. Como ha mostrado Ruse (1999), tan solo en los cinco años transcurridos entre 1975 y el final de 1979, en la revista *Paleobiology* aparecieron dieciocho artículos que citaban el trabajo de Eldredge y Gould, lo cual equivale a decir que uno de cada diez artículos de esta revista, en ese período, dedicaron al menos parte de su texto a comentar la nueva teoría; sin embargo, entre los biólogos evolutivos la teoría pasó relativamente desapercibida durante los primeros años. Pero, a partir de 1980, con la radicalización de la teoría, la situación cambió drásticamente y el equilibrio puntuado se ubicó de pronto en el centro de una controversia que involucró a los principales biólogos dedicados al estudio de la evolución, tanto en los Estados Unidos como en el Reino Unido. El factor que más influyó fue la publicación del artículo de Gould “Is a new and general theory of evolution emerging?” (1980), cuyo reclamo de que la Nueva Síntesis Evolutiva estaba superada atrajo inevitablemente la atención de la comunidad de biólogos dedicados al estudio de la evolución.

La controversia con los biólogos evolutivos tuvo lugar principalmente en las páginas de la revista *Nature*, pero también aparecieron artículos que intervinieron en el debate en las páginas de otras revistas científicas, como *Science*, *Evolution*, *Paleobiology*, *Systematic Zoology*, *Skeptic* y *Cladistics*.

Entre julio de 1980 –con el primer artículo en contra de la teoría, publicado por Ridley (1980)– y 1993, tan solo en *Nature* aparecieron veintitrés artículos que debatieron a favor o en contra del equilibrio puntuado (Cachón 2008). Los principales protagonistas de la polémica, desde la perspectiva de los puntuacionistas, fueron Williamson (1981a,b; 1982), Rhodes (1983, 1984), Stanley (1975a,b; 1982a,b; 1992), Vrba (1980, 1984) y, naturalmente, Gould y Eldredge (1986, 1988, 1993).

En contra de los postulados de la teoría del equilibrio puntuado escribieron principalmente Gingerich (1976, 1978, 1984), Maynard Smith (1984, 1987, 1988), Dawkins (1985) y Dennett (1995, 1997). Desde una perspectiva crítica, pero también parcialmente conciliadora, los artículos de Stebbins y Ayala (1981) y Mayr (1982a,b; 1988, 1992) jugaron un papel importante en el análisis teórico de las ideas en debate.

Como ha ocurrido en otras controversias científicas, la polémica en torno al equilibrio puntuado ha estado compuesta, desde su inicio, no sólo por argumentos científicos y evidencia empírica, sino también por argumentos retóricos e interpretaciones simplistas e inexactas. Algunos autores

neodarwinistas han llegado a tachar de “saltacionista” a la teoría del equilibrio puntuado. En contrapartida, en numerosas ocasiones, Eldredge (ver 1985 y 1995) y Gould (cuando menos en 1980, 1993, 1997a,b y 2002) etiquetaron de “fundamentalistas”, “ultradarwinistas” o “ultraortodoxos” a los neodarwinistas que se han atrevido a expresar opiniones en contra de su teoría, y les han atribuido posiciones que en realidad no sostienen.

Pero más allá de la retórica, la controversia en torno al equilibrio puntuado ha estimulado la producción de una gran cantidad de estudios serios y ha arrojado nueva evidencia fósil, una parte de la cual parece apoyar la visión de una evolución gradual, mediante anagénesis, y otra parte refuerza las hipótesis del modelo puntuado de evolución. Lo que ha quedado claro hasta ahora es que difícilmente la evidencia empírica por sí sola logrará resolver la controversia, ya que ha resultado favorecer en distintos casos a ambas maneras de interpretar la evolución.

Una posible solución teórica a la controversia

A finales de los años ochenta Douglas J. Futuyma (1987) presentó una posible solución a la polémica entre el equilibrio puntuado y el neodarwinismo, que permite conciliar la evidencia y los principios teóricos de ambas teorías. Futuyma explica satisfactoriamente por qué la mayor parte de los cambios evolutivos sólo se observarían en el registro fósil coincidiendo con eventos de especiación y, al mismo tiempo, permite una reinterpretación de la estasis en términos que podrían ser aceptables para los dos puntos de vista en esta controversia. Su hipótesis es la siguiente:

Los cambios evolutivos pueden ocurrir en cualquier población local y en cualquier momento de su existencia. Las transformaciones morfológicas, por consiguiente, se pueden ir acumulando en cualquiera de estas poblaciones a lo largo de la trayectoria temporal de una especie y no sólo –ni preferentemente– durante el momento geológico de su origen. Sin embargo, ninguno de estos cambios evolutivos de las poblaciones locales tendrá viabilidad macroevolutiva, a menos de que logren ser “fijados” en esa población antes de que resulten diluidos por recombinación genética al entrar en contacto con otras poblaciones de la misma especie; como cualquier población local que entra en contacto con otras poblaciones, los cambios evolutivos alcanzados resultarán efímeros, tarde o temprano, a no ser que logren ser estabilizados mediante la individualización de la población, es decir, mediante el desarrollo de mecanismos de aislamiento que impidan el posterior amalgamamiento genético con el resto de las poblaciones de la especie.

En otras palabras: los cambios morfológicos no están tan fuertemente

correlacionados con la especiación porque exista una relación de causalidad entre ambos fenómenos, sino porque dichos cambios -que ocurren en cualquier momento a lo largo de la vida de una población local- no pueden ser retenidos, a menos de que se logre la individualización (y, por consiguiente, la especiación) mediante un mecanismo de aislamiento reproductivo. Así pues, no es que la especiación promueva los cambios evolutivos, sino que solamente el aislamiento reproductivo -que, por definición, da origen a una nueva especie- permite que los cambios evolutivos trasciendan en el tiempo; mientras que todas las demás transformaciones morfológicas, no preservadas por un evento de especiación y diluidas por el inevitable flujo génico, resultarán tan efímeras que ni siquiera serán capturadas por el registro fósil.

Las implicaciones de esta hipótesis de Futuyma son poderosas, pues no sólo permite explicar en términos que -en principio- son aceptables tanto para los neodarwinistas como para los puntuacionistas, la aparente correlación que se observa entre los cambios morfológicos importantes y los eventos de especiación, sino que abre una nueva posibilidad a la estasis. Vista a la luz de esta alternativa, la estasis del registro fósil no implicaría que una especie no cambie a lo largo de su tiempo de vida, sino que, a pesar de que sus poblaciones experimenten constantes cambios a lo largo de toda su existencia, ninguno de ellos logre ser preservado, excepto cuando resulte preservado por, en este sentido, cuando coincide *con* la especiación.

De esta manera, Futuyma aportó una posible solución teórica -que, además, resulta elegantemente sencilla- a dos de los temas centrales de la polémica. Hasta ahora, sin embargo, sólo Gould parece haber reconocido las posibles implicaciones de esta explicación para la controversia y la gran importancia de su contribución. En el último libro que escribió, *La estructura de la teoría de la evolución*, Gould (2002, p.799) manifiesta su agrado “por la sencillez y profundidad” con que la explicación de Futuyma resuelve el dilema.

27 Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

28 En estricto rigor, la especiación que ocurre en una subpoblación pequeña situada en la periferia del rango principal de distribución de la especie es una *especiación peripátrica*, mientras que la *especiación alopátrica* es un término más general que hace énfasis en que ocurrió “en otra parte”, al estar dos o más poblaciones separadas entre sí por algún tipo de barrera geográfica. Sin embargo, algunos autores -y entre ellos Eldredge y Gould- han empleado el término *alopátrico* para definir cualquier evento de especiación geográfica, incluyendo los casos particulares que ocurren en la periferia de un rango de distribución. Por consiguiente, y siguiendo esta simplificación, en este texto emplearemos el término *especiación alopátrica* para designar ambas posibilidades, o usaremos simplemente el término más común de *especiación geográfica*. Finalmente todos ellos se refieren a la teoría de especiación de Mayr.

29 Como señalaron primero Ghiselin (1974) y después Hull (1976), para que las especies sean

sujeto de selección requieren comportarse “como individuos”: necesitan estar diferenciadas y reproducirse diferencialmente. Esto es posible, como comprendieron Gould y Eldredge, si la teoría del equilibrio puntuado es correcta. Como las especies sólo cambian en el momento de su surgimiento, y después se mantienen en estasis hasta su extinción, pueden ser consideradas realmente como análogas a los individuos, pues están individualizadas no sólo en el espacio geográfico, sino también en el tiempo (lo que dure la especie a partir de su surgimiento). Por otra parte, al igual que los individuos, se reproducen diferencialmente: cada especie tiene diferente capacidad de especiar, es decir, de producir descendientes en forma de nuevas especies.

Referencias

- Cachón, V. 2008. *La teoría del equilibrio puntuado y el neodarwinismo. Historia de una controversia científica*. Coedición de Editorial Limusa-UNAM, México.
- Dawkins, R. 1985. "What was all the fuss about?" *Nature* 316:683-684.
- Dennett, D.C. 1995 [1999]. *La peligrosa idea de Darwin*. Galaxia Gutenberg, Barcelona.
- Dennett, D.C. 1997. "Darwinian Fundamentalism: An Exchange." *New York Review of Books*, 14 de agosto.
- Eldredge, N. 1971. "The allopatric model and phylogeny in Paleozoic invertebrates." *Evolution* 25:156-167.
- Eldredge, N. 1972. "Systematics and evolution of *Phacops rana* (Green 1832) and *Phacops iowensis* Delo, 1935 (Trilobita) in the Middle Devonian of North America." *Bulletin of the American Museum of Natural History* 47:45-114.
- Eldredge, N. 1985. *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. Oxford University Press, New York.
- Eldredge, N. 1995. *Reinventing Darwin: The Great Debate at the High Table of Evolutionary Theory*. John Wiley & Sons, New York.
- Eldredge, N. y Gould, S.J. 1972. "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism." En: T. J. Schopf (ed.) *Models of Paleobiology*. Freeman, Cooper & Co., San Francisco, pp.82-115.
- Eldredge, N. y Gould, S.J. 1988. "Punctuated equilibrium prevails." *Nature* 332:211-212.
- Eldredge, N. y Tattersall, I. 1975. "Evolutionary models, phylogenetic reconstruction, and another look at hominid phylogeny." En: F.S. Szalay (ed.) *Approaches to Primate Paleobiology. Contrib. Primatol.* 5:218-242.
- Fortey, R.A. 1974. "The Ordovician trilobites of Spitsbergen I. Olenidae." *Skrift. Norsk Polarinst.* No. 160, 129 pp.
- Futuyma, D.J. 1987. "On the role of species in anagenesis." *Amer. Nat.* 130:465-473.
- Ghiselin, M. 1974. "A radical solution to the species problem." *Systematic Zoology* 23:536-544.
- Gingerich, P.D. 1976. "Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals." *Am. J. Sci.* 276:1-28.
- Gingerich, P.D. 1978. "Evolutionary transition from ammonite *Subprionocyclus* to *Reesidites* –punctuated or gradual?" *Evolution* 32:454-456.
- Gingerich, P.D. 1984. "Darwin's gradualism and empiricism." *Nature* 309:116.
- Gould, S.J. 1976. "Ladders, bushes, and human evolution." *Nat. Hist.* 4:24-31.
- Gould, S.J. 1980. "Is a new and general theory of evolution emerging?" *Paleobiology* 6:119-130.

- Gould, S.J. 1982a. "Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory." *Science* 216:380-387.
- Gould, S.J. 1982b. "The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution." En: R. Milkman (ed.) *Perspectives on Evolution*. Sinauer Associates, Massachusetts, pp.83-104.
- Gould, S.J. 1993. "Confusion Over Evolution." *New York Review of Books*, 14 de enero.
- Gould, S.J. 1996. *Full House. The Spread of Excellence from Plato to Darwin*. Harmony Books, New York.
- Gould, S.J. 1997a. "Darwinian Fundamentalism." *New York Review of Books*, 12 de junio.
- Gould, S.J. 1997b. "Evolution: The Pleasures of Pluralism." *New York Review of Books*, 26 de junio.
- Gould, S.J. 2002. *The Estructure of Evolutionary Theory*. Harvard University Press, Cambridge.
- Gould, S.J. y Eldredge, N. 1977. "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered." *Paleobiology* 3:115-151.
- Gould, S.J. y Eldredge, N. 1986. "Punctuated Equilibrium at the Third Stage." *Systematic Zoology* 35:143-148.
- Gould, S.J. y Eldredge, N. 1988. "Species selection: its range and power." *Nature* 334:19.
- Gould, S.J. y Eldredge, N. 1993. "Punctuated equilibrium comes of age." *Nature* 366:223-227.
- Heaton, T.H. 1993. "The Ologocene rodent *Ischyromis* of the Great Plains: replacement mistaken for anagenesis." *Journal of Paleontology* 67:297-308.
- Hull, D. 1976. "Are species really individuals?" *Systematic Zoology* 25:174-191.
- Kellogg, D.E. y Hays, J.D. 1975. "Microevolutionary patterns in Late Cenozoic Radiolaria." *Paleobiology* 1:150-160.
- Lerner, I. M. 1954. *Genetic Homeostasis*. Wiley, New York.
- Maynard Smith, J. 1984. "Palaeontology at the high table." *Nature* 309:401-402.
- Maynard Smith, J. 1987. "Darwinism stays unpunctured." *Nature* 330:516.
- Maynard Smith, J. 1988. "Punctuation in perspective." *Nature* 332:311-312.
- Mayr, E. 1954. "Change of genetic environment and evolution". En: J. Huxley (ed.) *Evolution as a Process*. Allen y Unwin, Londres, pp.157-180 (también se encuentra en: Mayr, E. 1976. *Evolution and the Diversity of Life*. Harvard University Press, Massachusetts, pp.188-210).
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E. 1982a. "Speciation and macroevolution." *Evolution* 36:1119-1132.

- Mayr, E.1982b. "Questions concerning especiation." *Nature* 296:609.
- Mayr, E.1988. "Does microevolution explain macroevolution?" En: Mayr, E. *Toward a New Philosophy of Biology. Observations of an Evolutionist*. Harvard University Press, Massachusetts, pp.402-422.
- Mayr, E.1992. "Speciational Evolution or Punctuated Equilibria." En: Somit, A. y S. Peterson. *The Dynamics of Evolution. The Punctuated Equilibrium Debate in the Natural and Social Sciences*. Cornell University Press, Ithaca, pp.21-53.
- Ozawa, T. 1975. "Evolution in *Lepidolina multiseptata* (Permian foraminifer) in East Asia." *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. D Geol.* 23:117-164.
- Rhodes, F.H.T. 1983. "Gradualism, punctuated equilibrium and the Origin of Species." *Nature* 305:269-272.
- Rhodes, F.H.T. 1984. "Reply to Gingerich." *Nature* 309:116.
- Ridley, M. 1980. "Evolution and gaps in the fossil record." *Nature* 286:444-445.
- Robison, R.A. 1975. "Species diversity among agnostoid trilobites." *Fossils and Strata* 4:219-226.
- Ruse, M. 1999. *Mystery of Mysteries. Is Evoution a Social Construction?* Harvard University Press, Massachusetts.
- Schindewolf, O.H. 1950 [1993]. *Basic Questions in Paleontology. Geologic Time, Organic Evolution, and Biological Systematics*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, New York.
- Stanley, S.M. 1975a. "A theory of evolution above the species level." *Proc. Natl. Acad. Sci.* 72:646-650.
- Stanley, S.M.1975b. "Clades versus clones in evolution: why we have sex." *Science* 190:382-383.
- Stanley, S.M. 1982a. "Speciation and the fossil record." En: C. Barigozzi (ed.) *Mechanisms of Speciation*. Alan R. Liss, New York, pp. 41-50.
- Stanley, S.M. 1982b. "Macroevolution and the fossil record." *Evolution* 36:460-473.
- Stanley, S.M.1992. "The Empirical Case for the Punctuational Model of Evolution." En: A. Somit y S. Peterson (ed.) *The Dynamics of Evolution. The Punctuated Equilibrium Debate in the Natural and Social Sciences*. Cornell University Press, Ithaca, pp. 85-102.
- Stebbins, G.L. y F.J. Ayala. 1981. "Is a New Evolutionary Synthesis Necessary?" *Science* 213:967-971.
- Vrba, E.S. 1980. "Evolution, species and fossils: how does life evolve?" *South African Journal of Science* 76:61-84.
- Vrba, E.S. 1984. "What is Species Selection?" *Systematic Zoology* 33:318-328.
- Williamson, P.G. 1981a. "Palaeontological documentation of speciation in

- Cenozoic molluscs from Turkana Basin." *Nature* 293:437-443.
- Williamson, P.G.1981b. "Morphological stasis and developmental constraint: real problems for neo-Darwinism." *Nature* 294:214-215.
- Williamson, P.G.1982. "Replies." *Nature* 296:611-612.
- Wright, S. 1967. "Comments on the preliminary working papers of Eden and Waddington." En: P. S. Moorehead y M. M. Kaplan (ed.) *Mathematical Challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution*.The Wistar Institute Press, Philadelphia.

LA EXTINCIÓN NO SÓLO ES TEMA DEL PRESENTE

Marisol Montellano³⁰

Introducción

En el año 1980 el físico Luis Álvarez, su hijo Walter, y los químicos Frank Asaro y Helen Michel publicaron el descubrimiento de una capa de iridio anómala que se encontraba en el límite de los periodos Cretácico y Terciario; ésta se distribuía en forma global, coincidía con la desaparición de los dinosaurios y se argumentaba que era de origen extraterrestre. Propusieron que la Tierra había sido impactada por un asteroide de 10 km de diámetro hacía 65 millones de años y que las consecuencias de ese impacto habían ocasionado la gran extinción. Esta propuesta fue el detonante para que se realizaran estudios diversos en diferentes ámbitos de la Biología, de las Ciencias de la Tierra y de la Astronomía.

En el área de la Biología se analizó la naturaleza propia del registro fósil (cuáles eran los sesgos, a qué se debían, qué tan completo es). También siguió la discusión sobre cómo establecer los límites entre las especies a lo largo de un linaje; se analizaron los eventos de extinción desde diferentes puntos de vista, como los siguientes: cuántos tipos de extinción había, el papel de las extinciones en la historia de la vida y la determinación de las causas de las extinciones.

En el área de las Ciencias de la Tierra hubo un impulso en la geoquímica, la sedimentología y la cronología y se inició la búsqueda de cráteres formados por impactos de cuerpos extraterrestres.

En la Astronomía se inició la búsqueda de una estrella acompañante de nuestro sol, a la que denominaron Némesis; ella sería la probable responsable de que, al acercarse a nuestro sol, se modificara el comportamiento de los cuerpos celestes de los cinturones de asteroides y, como consecuencia, uno de los cuerpos saliera de su órbita y colisionara con la Tierra. La estrella acompañante explicaría la “periodicidad” de los eventos de extinción.

A raíz de esta propuesta, durante la década de los ochenta y noventa, se organizó un sin fin de reuniones científicas y mesas redondas; se publicaron artículos dedicados a diversos temas relacionados con las causas, consecuencias y evidencias de las extinciones. En este caso, en especial, los medios de comunicación jugaron un papel muy importante en la difusión del tema, probablemente porque los dinosaurios se habían extinguido. Tan es así que hasta

el tema fue objeto de portada en la revista Time.

Debido al deterioro ambiental que observamos y a las perturbaciones que la actividad del hombre está ocasionando en el medio que nos rodea, hoy en día la palabra extinción adquiere una connotación tremendista, catastrofista, negativa.

Sin embargo los paleontólogos más que familiarizados con grupos extintos, estudian linajes o grupos que vivieron en el pasado; incluso algunas disciplinas como la bioestratigrafía usan la desaparición de taxa para marcar divisiones temporales o marcar eventos.

Para tener una idea de la importancia de las extinciones, baste decir que el 99% de las especies que han existido en la faz de la Tierra se han extinguido (Raup, 1991) y la actual biosfera constituye sólo una pequeña porción del total de especies que han habitado la Tierra en los últimos 4,500 millones de años. La extinción forma parte del ciclo de vida de cualquier linaje, igual que morir forma parte de los organismos vivos.

El concepto de extinción en la historia

Antes y durante el siglo XVII, la posibilidad de que un grupo se extinguiera era considerada más que imposible, ya que dejaría un hueco en lo que se denominaba la *Cadena de la vida* o *Scala naturae*, antiguo concepto griego, en el que se pensaba que existía una conexión de todos los seres vivos con Dios. Los naturalistas del siglo XVIII observaron que había fósiles que no tenían su contraparte entre los organismos actuales, y la explicación era que la vida en la Tierra no se conocía completamente. Fue Cuvier (1799), el Padre de la Paleontología, quien, después de observar cómo un gran número de taxa desaparecía en ciertas capas, concluyó que en esos niveles se había llevado a cabo un “evento” que condujo a la desaparición del grupo, y concluyó que algunos restos fósiles pertenecían a organismos que se habían extinguido. Sus ideas fueron refinadas más tarde por Buckland (1823) y D’Orbigny (1852).

Lamarck (1809) consideró que las especies eran inmortales porque siempre era posible que se adaptaran a cualquier ambiente, y que sólo el hombre era capaz de romper esta regla y ocasionar la extinción de un grupo.

Brocchi (1814) propuso que cada especie fue creada con un determinado tiempo de vida, de forma análoga a la longevidad individual; la extinción era la terminación de la vida de una especie y era independiente de factores extrínsecos. Lyell (1832) consideró la extinción de las especies como un proceso natural debido a los “inescapables” efectos de los cambios continuos del clima o el medio ambiente.

Darwin (1846), durante su viaje del Beagle y sus expediciones en América del Sur, observó y recolectó restos de grandes mamíferos terrestres extintos, atribuyendo su desaparición a los cambios climáticos rápidos que se habían dado

durante la edad del hielo. A diferencia de Cuvier, consideró que “las extinciones masivas catastróficas observadas” eran más bien artefactos del registro fósil y que no eran reales.

A partir de entonces se pueden distinguir dos visiones de las extinciones masivas: por un lado, se consideran como posibles huecos en el registro fósil (el registro fósil es incompleto) y, por otro, se vislumbran como reales y que se deben a catástrofes ambientales.

De manera general, hoy en día la extinción se refiere a la desaparición de grupos con una morfología y una estructura propia, de los que no ha quedado ningún representante, aunque haya organismos que puedan ser sus descendientes o estar filogenéticamente emparentados con ellos.

Tipos de extinciones

El análisis del registro fósil ha conducido, en los últimos años, a la propuesta de diversos modelos que abordan la forma en la que se desarrollan los fenómenos de extinción. Dependiendo del tiempo en que ocurre la extinción, y de la cantidad de taxa involucrados, se pueden reconocer varios tipos de extinción: la extinción normal o de fondo (background), la extinción en masa o masiva, la regional y la de un solo taxón (ver cuadro 1).

Cuadro 1. Características de los diferentes tipos de extinciones (tomado de Donovan, 1989).				
	De fondo	Masiva	Regional	Taxón
1. Ocurrencia	Continua	Episódica (10,000 años) o menos	Episódica	Episódica
2. Tasa	Gradual	Rápida	Rápida	Rápida
3. Efecto	Local	Global	Amplia área	Global
4. Número de sp. afectadas	Pocas	Numerosas	Algunas	Un solo taxón
Ejemplo		Pérmico-Triásico, K-T	Mamíferos pleistocénicos	Cóndor

Extinción de fondo: Van Valen (1973) propuso que la tasa de extinción es constante a lo largo del tiempo, y paralelamente propuso una nueva ley evolutiva llamada “Hipótesis de la Reina Roja”, la cual supone que un grupo taxonómico ecológicamente homogéneo se mueve dentro de una zona adaptativa y que la extinción sucede estocásticamente a una tasa constante. Además esta hipótesis

supone que cualquier aumento en el éxito de un grupo se da necesariamente a expensas de los otros grupos de la misma zona adaptativa. Algunos se adaptarían causando cambios en otros. McKinney (1987) ha estimado que el 95 % de las extinciones que han ocurrido en la historia de la vida son de este tipo. Las especies desaparecen debido a varias causas; entre otras a la competencia, el deterioro del medio, la erupción de volcanes y el desarrollo de una montaña.

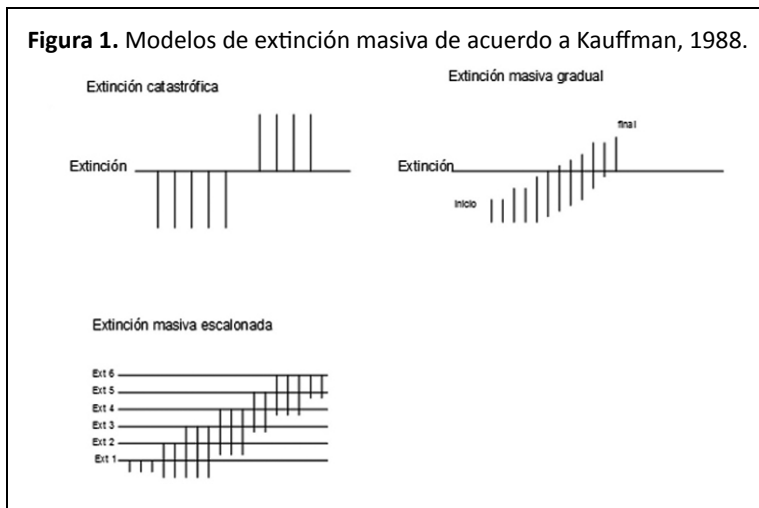
Extinción masiva o extinción en masa: ocurre cuando desde el punto de vista geológico hay una reducción en la abundancia biológica a escala global, a diferencia de la extinción de fondo (la cual es un proceso continuo que se desarrolla normalmente). Incluye cuatro componentes: a) gran número de especies se extinguen, b) varias especies no relacionadas se extinguen, c) los efectos son globales y d) ocurren en un corto periodo geológico. Lo que para los neontólogos es mucho tiempo, por ejemplo 10,000 años, geológicamente hablando es un instante.

Kauffman (1988) sugirió tres modelos de extinción en masa, dependiendo del tiempo en el que se lleve a cabo (figura 1):

Extinción masiva gradual. Se trata de una aceleración de la tasa de extinción de fondo producida por cambios del entorno que se realizan relativamente rápido.

Extinción masiva escalonada (Stepwise mass extinction). Se produce a través de una serie de pasos discretos, en intervalos de tiempo que pueden oscilar entre acontecimientos casi simultáneos (catastróficos) o de corta duración (menos de 100,000 años).

Extinción masiva catastrófica. Afectaría a taxones más diversos, tanto genética como ecológicamente, en un fenómeno de alcance planetario.



Periodicidad

En 1977, Fisher y Arthur propusieron un patrón cíclico de extinción masiva para

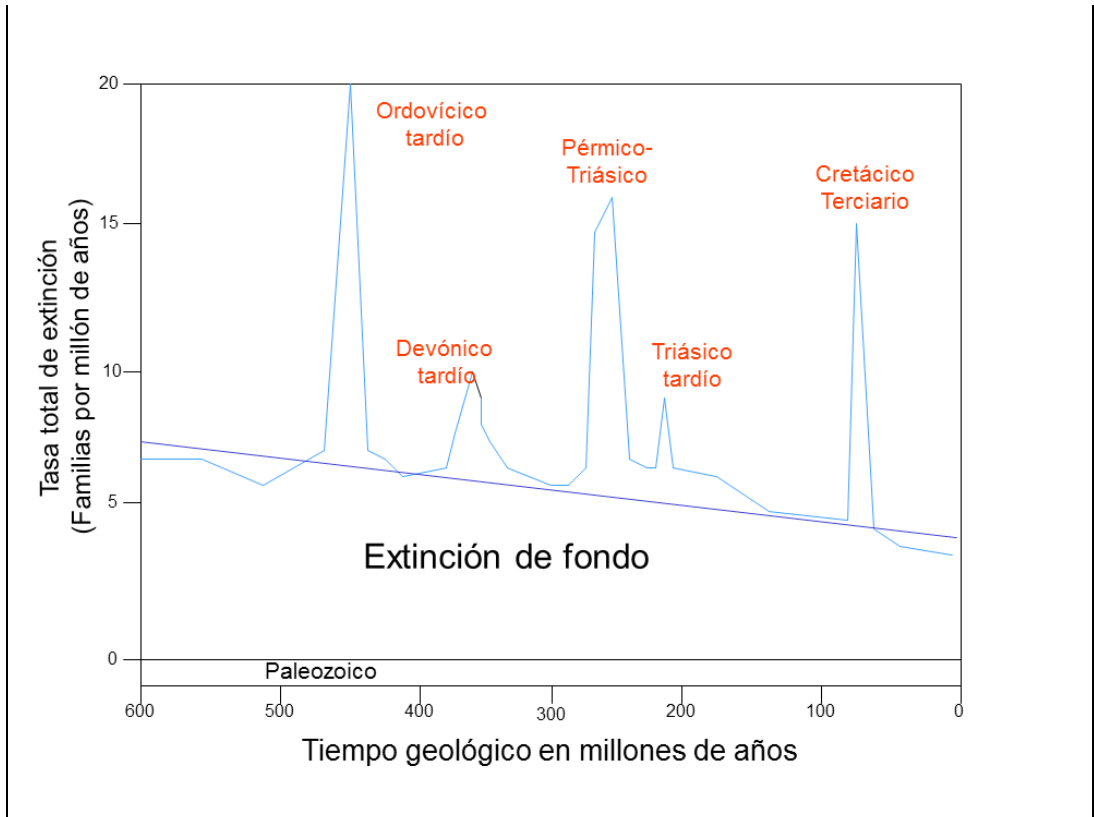
los animales pelágicos marinos durante el Mesozoico y Cenozoico. Posteriormente esta hipótesis fue retomada por Raup y Sepkosky (1986) quienes propusieron una periodicidad de 26 millones de años basada en la normalización de la diversidad estándar (número absoluto de extinciones), expresando el número de familias que llegan a extinguirse como porcentaje de las familias que están presentes. Fox (1987), empleando métodos estadísticos basados en el porcentaje de géneros que se extinguen en cada periodo, confirmó la periodicidad de 26 millones de años. Esta hipótesis ha sido criticada por Hoffman (1985), Stigler y Wagner (1987) argumentando que: a) las familias y géneros no son taxones naturales, b) el muestreo de fósiles es muy incompleto, c) las escalas temporales no son adecuadas y d) el método estadístico no es fiable, más bien indicaría una distribución aleatoria de las extinciones.

Con el argumento de la periodicidad había que determinar cuáles podrían ser las causas de la misma, para lo que se propusieron varios mecanismos, tanto terrestres como extraterrestres.

Los extraterrestres se refieren a impactos de un meteorito o de un cometa, que proceden de la nube de Oort cuyas perturbaciones provocarían que salga de su órbita en forma periódica. De aquí surgió la idea de que nuestro sol es binario y, aunque no hay evidencias de su existencia, ya ha sido bautizado con el nombre de Némesis, proponiéndose que cada 26 millones de años se acercaría a nuestro sol y provocaría alteraciones en la nube de Oort.

Lo que reveló el trabajo de Raup y Sepkoski es que, aunque las extinciones caracterizan todos los periodos, hay intervalos de tiempo en donde los niveles de extinción son más elevados. Dichos intervalos son los que se consideran como extinciones en masa. Se han reconocido 15 intervalos, de los cuales cinco son los más llamativos, también conocidos como los "Big Five", y que se comentarán más adelante (figura 2).

Figura 2. Eventos de extinción masiva.



Problemas metodológicos en el estudio de los eventos de extinción

Como resultado de los variados y diversos estudios sobre extinción se han podido identificar varios problemas metodológicos para estudiar los patrones de extinción, los cuales se pueden dividir en dos grandes grupos: los biológicos y los geológicos.

Biológicos:

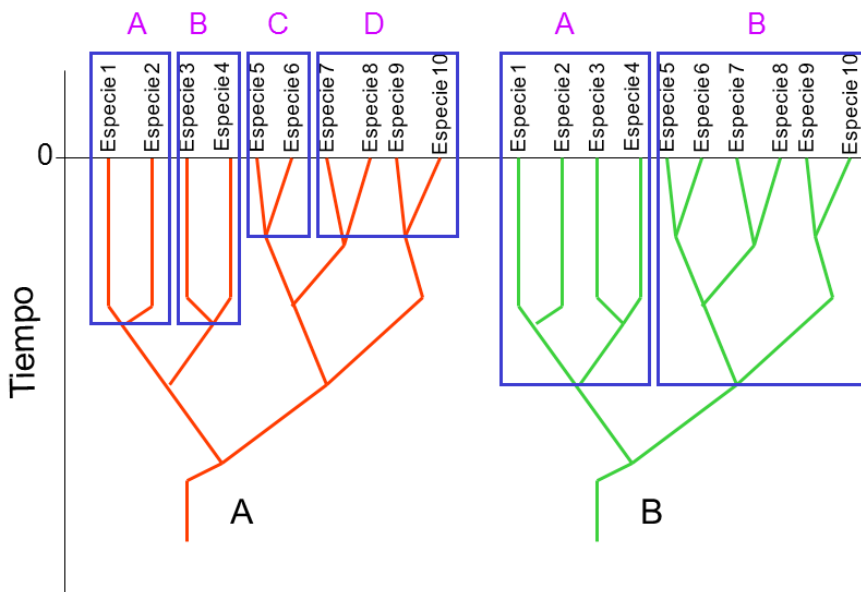
TAXONÓMICOS Y FILOGENIA

Una buena taxonomía es indispensable para los estudios evolutivos, lo que constituye uno de los principales problemas. Muchos de los estudios modernos de extinción están basados en compilaciones de otros estudios, tales como *Treatise on Invertebrate Paleontology*. La especie es la unidad de evolución, y para realizar este tipo de estudios es indispensable reconocer elementos tales como cuántas especies sobrevivieron y cuántas se extinguieron, entre otros. Aquí se plantea el complejo problema de especie en Paleontología: ¿cómo se delimitan las especies en un linaje continuo a través del tiempo?

Idealmente, la unidad taxonómica utilizada debería ser la especie, pero en varios grupos el número de especies fósiles no descritos es demasiado numeroso, lo cual combinado con lo incompleto del registro fósil, lo hace no significativo, por

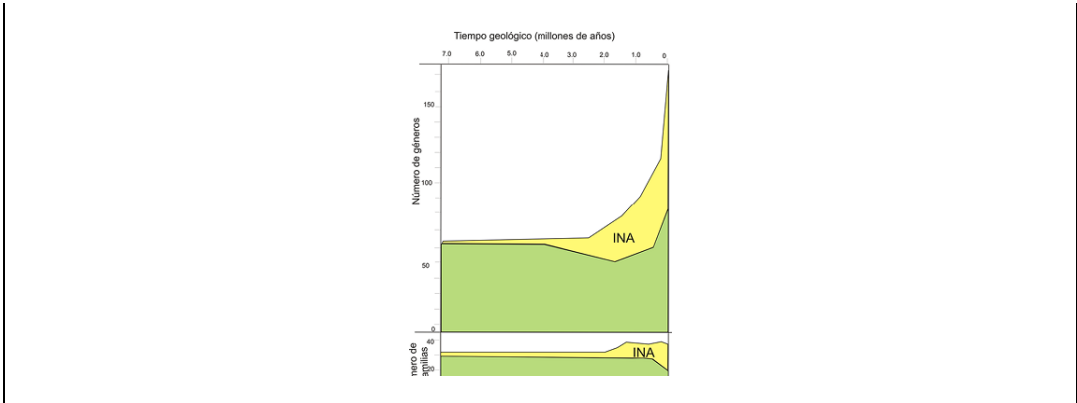
lo que se utilizan géneros o familias. El problema de trabajar a nivel de familia ha sido discutido por Newell (1982), quien concluyó que trabajar con esta jerarquía taxonómica suaviza las desigualdades en la diversidad, produciendo alcances generalizados. Una extinción suele parecer más gradual cuanto mayor es el nivel taxonómico considerado. En un grupo de organismos, basta que una especie sobreviva a una crisis de extinción para que los taxones superiores: Familia, Superfamilia, Orden, etc. contabilicen como no extintos en esa crisis. Además, está presente la pregunta sobre ¿qué es realmente una familia? (figuras 3 y 4).

Figura 3.- Diferentes interpretaciones taxonómicas, lo que complica la cuantificación de la diversidad.



Dos árboles hipotéticos mostrando los eventos de especiación que da lugar a 10 especies. En la Interpretación A, el taxónomo reconoció cuatro familias, y en B reconoció dos, lo que llevaría a sugerir que A es más diverso que B.

Figura 4.- Número de géneros y familias de los mamíferos terrestres identificados en América del Sur durante los últimos siete millones de años. Los taxa nativos sudamericanos en color verde y los inmigrantes norteamericanos en color amarillo. Las dos gráficas están representando el mismo evento de intercambio faunístico, pero la interpretación difiere dependiendo del nivel taxonómico (tomado de Marshall, 1988).



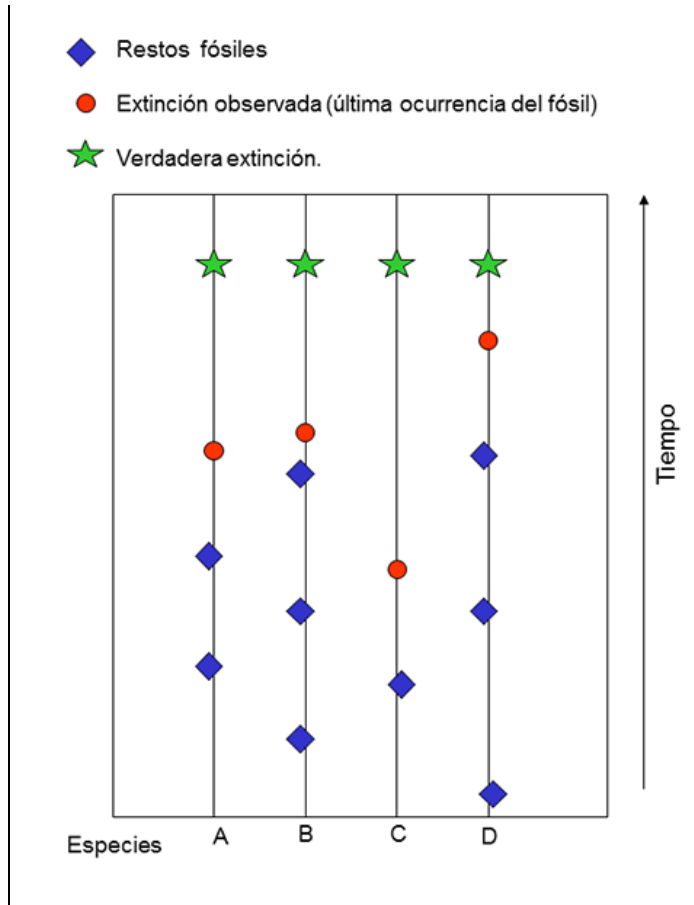
Efecto Lázaro

Este término fue acuñado por Jablonski (Flessa y Jablonski, 1983; Jablonsky, 1986). Las especies Lázaro sobrevivieron el evento de extinción en refugios no descubiertos y reestablecieron su distribución cuando las condiciones ambientales mejoraron.

Efecto Signor-Lipps

Este evento fue reconocido y denominado por dos paleontólogos de invertebrados Signor y Lipps (1982). Dicho evento es más sutil que el efecto Lázaro y más difícil de detectar. Se postula que ni el primero ni el último organismo de un taxón quedarán registrados como fósiles (figura 5). Esto trae como consecuencia que sea difícil probar la hipótesis sobre si un evento es gradual o catastrófico.

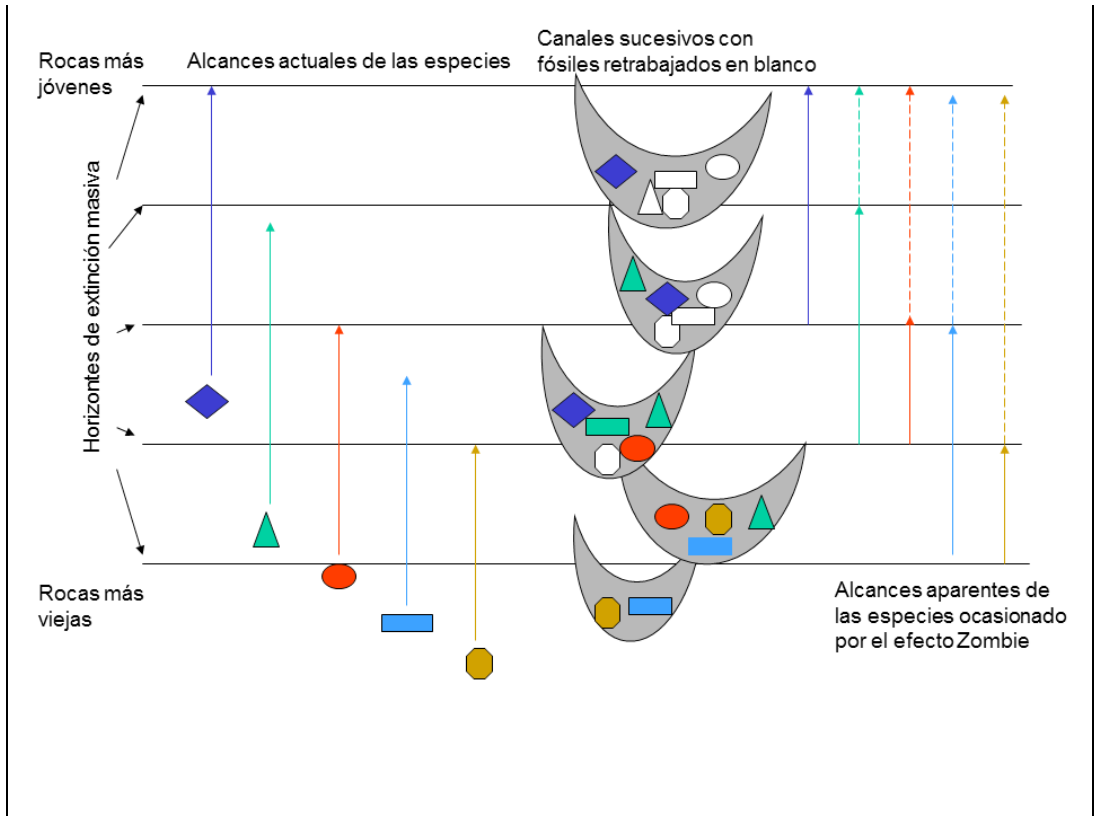
Figura 5. Efecto Signor-Lipps.



Efectos Zombie y Rarity

Archibald (1996) reconoció el efecto Zombie y argumenta que, en diversas localidades, algunos fósiles pueden ser retrabajados por procesos biológicos o geológicos de rocas más antiguas, sin que se establezca la distinción en el momento de hacer la contabilidad de la diversidad (figura 6). Esto influye en la percepción de cuáles eran los elementos que componían la flora y fauna en el momento de depósito.

Figura 6. Efecto Zombie propuesto por Archibald (1996).



El efecto “Rarity” sugiere que la probabilidad de encontrar restos de una especie en particular refleja qué tan rara era cuando estaba viva. Cuando no se encuentra una especie después de un evento de extinción se busca respuesta, y puede ser que la especie sea tan rara que no se ha encontrado o que realmente se extinguió.

Pseudoextinción

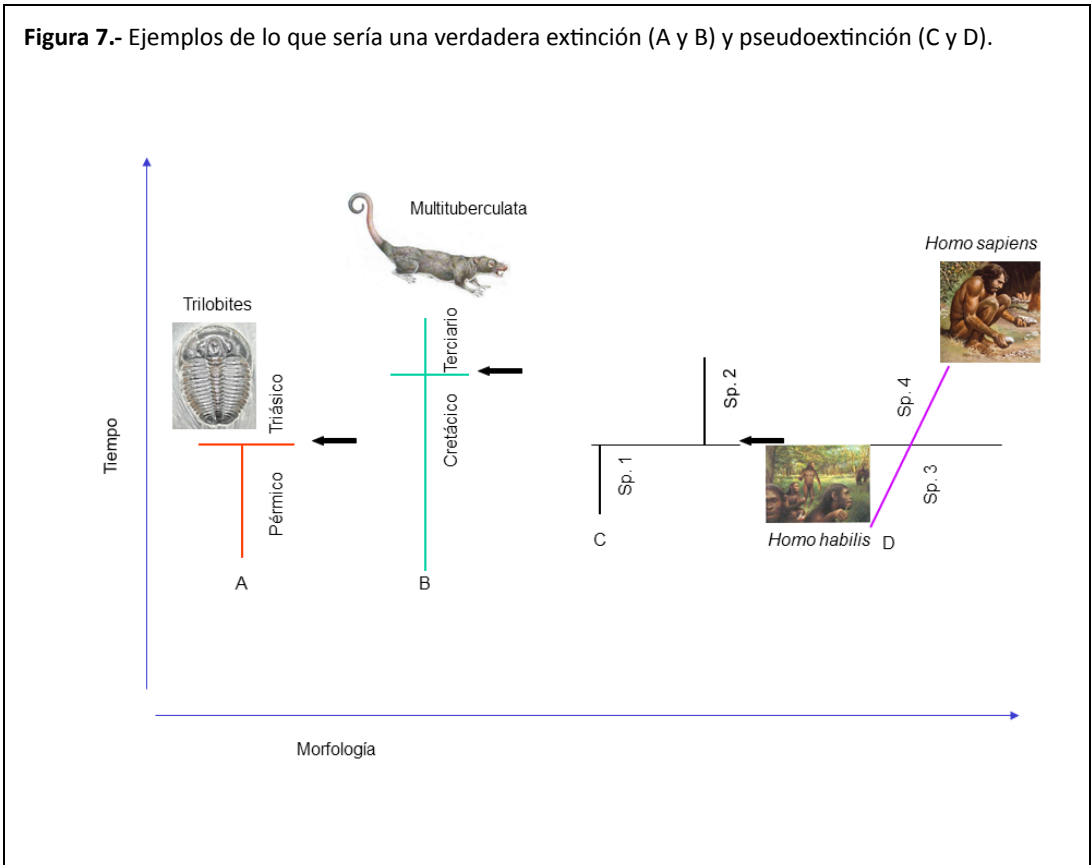
Este concepto está relacionado con la importancia de entender la taxonomía del grupo así como las relaciones filogenéticas dentro del grupo que se esté estudiando.

La especie es la unidad de la evolución y puede haber varias posibilidades de cómo reacciona a un evento de extinción (figura 7): Por un lado se extingue (figura 7A), por otro hay taxa que sobreviven al evento sin cambios morfológicos (figura 7B).

Sin embargo, hay una probabilidad de que se produzca especiación en algunos linajes, debido a los cambios en las condiciones ambientales, lo cual resulta en un “salto morfológico”. Entonces la Sp 1 no se extingue en el sentido estricto, sino que “evoluciona” hacia un nuevo taxón. Si no se establecen correctamente las relaciones entre las especies, se concluiría que la especie 1 tuvo una extinción verdadera. Esto también se puede interpretar cuando se ha llevado a cabo un

cambio morfológico gradual cuya interpretación sería que la especie 3 se extinguió. En los casos C y D se estaría ante un caso de pseudoextinción.

Figura 7.- Ejemplos de lo que sería una verdadera extinción (A y B) y pseudoextinción (C y D).



DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA:

Las extinciones masivas son por definición globales, pero la información de la verdadera distribución geográfica de muchos taxa fósiles es incompleta. Hay un sesgo importante en el conocimiento de las distribuciones geográficas, ya que los territorios del hemisferio norte han sido mucho más estudiados (desde el punto de vista geológico y de fósiles y hay colecciones más completas) que los del hemisferio sur; lo que puede llevar a malinterpretar un evento local por uno global.

Geológicos:

CONSERVACIÓN, MUESTREO Y SEDIMENTACIÓN.

Desde hace mucho tiempo se ha reconocido que tanto el registro paleontológico como el sedimentológico son incompletos. No todos los grupos de organismos tienen la misma potencialidad de fosilizarse, debido a factores tales como ciertas características biológicas (p.e. posesión de partes duras); ni tienen igual poder de resolución para determinar tiempos, lo que influye en la discriminación entre

extinción catastrófica y gradual. Tampoco todos los ambientes de depósito dejan registro detallado de su existencia, ya que varía de acuerdo a las condiciones ambientales, físicas o tectónicas.

Pero la pregunta es si incompleto implica inadecuado (inadequacy). Se han realizado varios trabajos en ese sentido, como los de Paul (1982 y 1985) que argumenta que lo incompleto no significa “inadecuado”, y que los huecos o gaps en los registros bioestratigráfico y sedimentológico pueden ser reconocidos o deducidos matemáticamente e interpretados.

En este sentido, es esencial evaluar qué tan completa está una secuencia para documentar el ritmo de cambio (González Donoso y Sequeiros, 1989). Con frecuencia hiatos pequeños, difíciles de detectar, pueden dar la apariencia de una extinción brusca y masiva.

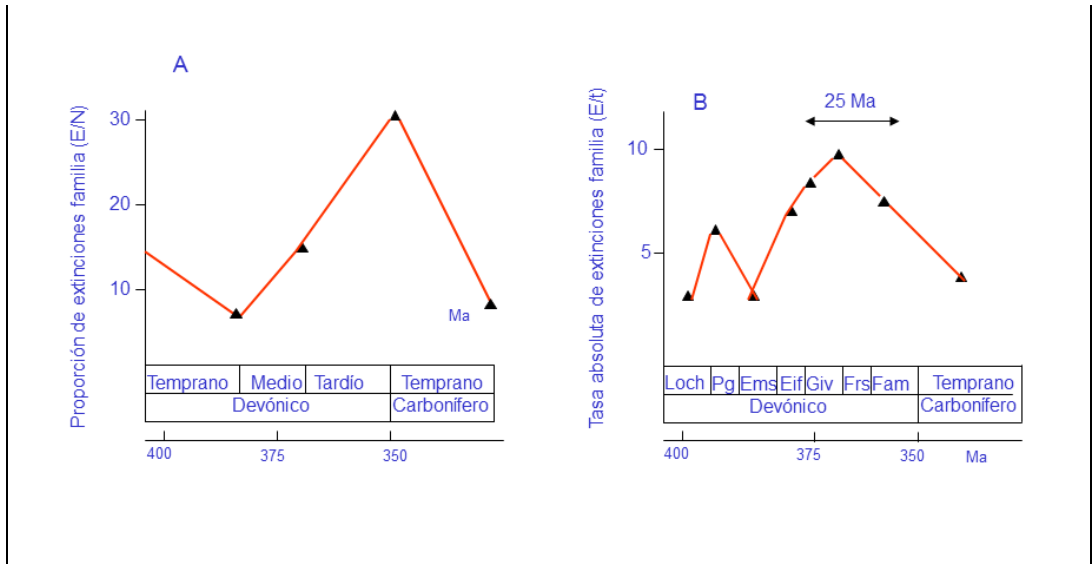
Otro elemento importante para distinguir el patrón de extinción es el muestreo de alta resolución; esto es, el espaciamiento e intensidad de la recolecta de ejemplares (que dependerá del grupo biológico).

Correlaciones

La escala del tiempo geológica se basó en el grado de evolución de los organismos, y más tarde se han ido incluyendo edades absolutas, datos paleomagnéticos, etc. Para tener una idea de las disparidades en la “correlación” entre diferentes secciones asignadas a la misma edad relativa véase la figura 8, de la que se desprende la disparidad en los alcances temporales.

Cuando Raup y Sepkoski hicieron su trabajo, tomaron la información de *Treatise of Paleontology*, donde el alcance temporal de las especies se asignaba a zonas particulares, estadios, sistemas o series, pero mal interpretados, pues sugiere que todos los taxa desaparecieron al final de esa unidad estratigráfica (Newell, 1982; Paul, 1985) dando la idea de una acumulación de extinciones de un sínfin de taxa en un momento determinado, sin poder discriminar el patrón “real”.

Figura 8.- Efecto del nivel de la resolución en la duración temporal del evento de extinción en el Devónico. A) Patrón temporal de extinciones a nivel de familia durante el Devónico con una resolución a nivel de época. B) Patrón de extinciones de familia con una resolución de nivel de edad. (Tomado de McGhee, 1989).



Causa(s) de las extinciones

El abanico de explicaciones causales sobre los eventos de extinción es inmenso. Padian y colaboradores (1984) señalaron, y con razón, que el mayor problema sobre la causalidad de determinados fenómenos físicos es comprobarlos y ponderar sus consecuencias.

Entre los problemas para la clasificar e interpretar los fenómenos que expliquen las extinciones están los siguientes: la duración del fenómeno, la duración del efecto y la determinación del efecto biológico. A continuación se presenta un cuadro con una recopilación hecha por Benton (1990b) de las causas propuestas para explicar la extinción de los dinosaurios; en él se puede apreciar una amplia gama de posibilidades, que va desde lo grotesco a lo increíble. Por ejemplo, la estupidez, la ceguera y el decremento de la actividad sexual, problemas médicos que no dejan evidencia en los restos fósiles y poco creíbles para considerarlas como causas de la extinción. Dentro de la senectud racial, se podría considerar la alta especialización de ciertos grupos que sucumbieron ante los cambios en el medio.

CAUSAS BIÓTICAS

1. Problemas médicos

- Desviación de discos intervertebrales de la columna
- Problemas hormonales: glándulas pituitarias, adelgazamiento de las cáscaras de huevos
- Decremento de actividad sexual
- Ceguera

- Variedad de enfermedades, incluyendo artritis e infecciones
- Epidemias que no dejaron huella
- Parásitos
- Cambio en la proporción de DNA en núcleos de células
- Estupidez general

1. Senectud racial

- Esta idea es que el linaje entero envejeció y se volvió senil

2. Interacciones bióticas

- Competencia, especialmente con mamíferos
- Sobrepredación por carnosaurios
- Cambios florales, pérdida de vegetación de pantano, evolución de plantas con flores, evolución de plantas con sustancias venenosas

CAUSAS FÍSICAS

1. Causas atmosféricas

- Clima muy caliente
- Clima muy frío
- Clima muy húmedo
- Clima muy seco
- Cantidades excesivas de oxígeno en la atmósfera causadas por cambios en la presión y o composición atmosférica.
- Niveles bajos de CO₂ bloquearon la respiración en lo dinosaurios endotérmicos
- Niveles altos de CO₂ asfixiaron a los embriones de dinosaurios

1. Causas oceánicas y orográficas

- Regresión marina
- Los pantanos y lagos fueron drenados
- Océanos estancados produjeron condiciones insostenibles
- Derrame en los océanos del mundo de las aguas del Ártico que habían estado restringidas a regiones polares y enfriamiento del clima
- La apertura de la Antártica y América del Sur causó que las aguas frías entraran a los océanos del mundo desde el sur, modificando el clima

- Reducción del relieve topográfico y pérdidas de hábitats

1. Otras

- Fluctuaciones de las constantes gravitacionales
- Cambios en los polos de rotación
- Extracción de la Luna de la cuenca del Pacífico
- Envenenamiento de los suelos de la Tierra

1. Causas extraterrestres

- Incremento en la entropía
- Manchas solares
- Radiación cósmica y niveles altos de radiación ultravioleta causando mutaciones
- Destrucción de la capa de ozono
- Radiación ionizante
- Nube de polvo interestelar
- Oscilaciones del plano galáctico
- Meteorito

La explicación de la extinción gradual generalmente ha estado asociada a fenómenos como glaciaciones, ciclos transgresivos-regresivos y movimientos de placas continentales (Stanley, 1987), los cuales tendrían efectos significativos en la biota. Estos procesos no son repentinos, aunque pueden ser relativamente rápidos desde el punto de vista geológico.

La extinción escalonada puede ser explicada a partir de mecanismos causales mayores (extraplanetarios) y/o cambios extraordinariamente rápidos de parámetros climáticos y oceánicos (temperaturas, circulación) que parecen tener consecuencias biológicas complejas, altamente variables.

Las grandes extinciones masivas catastróficas han estado relacionadas a fenómenos de origen extraterrestre, los cuales habrían provocado grandes alteraciones en la atmósfera y en el clima. Curiosamente, la periodicidad de las extinciones está asociada a los impactos extraterrestres (Raup y Sepkoski, 1986).

Las “Big Five” de las extinciones masivas

En párrafos anteriores se comentó que se han reconocido cinco eventos de extinción masiva durante el Fanerozoico (figura 10). La evolución de la biosfera se ha visto “interrumpida” por grandes crisis ecológicas (o extinciones en masa), las cuales han tenido como efecto una mortalidad en masa, la pérdida significativa de biomasa y la extinción de más del 50% de las especies del mundo en intervalos de

tiempo geológicamente cortos (desde meses hasta tres millones de años, Kauffman, 1988). Las conocidas como “Big Five” son las siguientes:

1. En la transición Ordovícico-Silúrico, hace 444 millones de años, se han reconocido dos eventos de extinciones masivas. Estos cambios drásticos afectaron a acritarcas, corales, braquiópodos, trilobites, briozoarios, conodontes y graptolitos; se considera que es la segunda extinción más grande en términos de taxa, ya que se extinguió el 27 % de familias y el 57% de todos los géneros reconocidos. Esta extinción está asociada con el crecimiento y la reducción de la capa de hielo de Gondwana y los cambios ambientales relacionados. El primer evento ocurrió cuando los hábitats marinos cambiaron drásticamente al descender el nivel del mar. El segundo ocurrió entre quinientos mil y un millón de años más tarde, al elevarse rápidamente el nivel del mar.
2. En la transición Devónico-Carbonífero, hace 360 millones de años, desapareció el 70% de las especies, el 50 % de géneros y el 19% de familias. Este evento probablemente ocurrió en cinco pulsos incluidos en 1.0-1.5 millones de años (McGhee, 2001). Afectó principalmente a formas marinas, sobretodo a corales rugosos y tabulados, braquiópodos, trilobites, amonites, conodontes y acritarcas, al igual que peces sin mandíbula (agnatos) y placodermos. En el ambiente terrestre también se observan pérdidas en las plantas, y en anfibios primitivos. Las causas probables son un evento global de anoxia y enfriamiento global. La anoxia está evidenciada por la distribución global de lutitas negras, aunque esto no explicaría todas las extinciones en el ambiente marino, por lo que se ha sugerido una modificación del modelo en el que las aguas profundas envenenadas se elevarían a la superficie y matarían al plancton. En la Tierra la causa de la extinción sería la glaciación. Asimismo, este evento se ha explicado como consecuencia de múltiples impactos de asteroides.
3. La transición del Pérmico-Triásico, hace 251 millones de años, también conocida como la “Madre de todas las extinciones”, donde cerca del 95% de las especies marinas se extinguieron. Esto ocurrió entre 8 y 10 millones de años en el que se han identificado dos eventos separados por una fase de recuperación y radiación. El primero se reconoce a finales del Pérmico medio y afectó a faunas marinas de bajas latitudes, y el segundo, más severo, casi al terminar el Pérmico afectó a un espectro más amplio de faunas de todas latitudes y ocurrió en menos de un millón de años (Wignall, 2001).

Esta fue la catástrofe más grande que se conoce la vida en la Tierra. Desapareció el 53% de las familias biológicas marinas, el 84% de los géneros marinos y aproximadamente el 70% de las especies terrestres (incluyendo plantas, insectos y vertebrados). La también llamada "Great Dying" tuvo un gran impacto evolutivo ya que terminó con el dominio de los reptiles mamiferoides; la recuperación de vertebrados tomó 30 millones de años, pero dio la oportunidad a arcosaurios y a dinosaurios de volverse los grupos de vertebrados dominantes en la Tierra, y en los mares el porcentaje de animales sésiles disminuyó. Todo el Pérmico tardío fue un tiempo difícil para la vida marina, cuyas víctimas incluyeron fusulínidos, trilobites, corales rugosos y tabulados, acantódidos, placodermos, y en la Tierra, los pelicosaurios que no sobrevivieron más allá de la terminación del Pérmico. Otros grupos que se vieron reducidos fueron los briozoarios braquiópodos, amonoideos, tiburones, peces osteictios, crinoideos, euriptéridos, ostrácodos y equinodermos.

Se han sugerido varias causas para explicar esta extinción, entre las que se mencionan la glaciación, la baja en el nivel del mar y la reducción de las plataformas continentales debido a la formación del supercontinente de Pangea. Esta reducción en la superficie de las plataformas habría resultado en una competencia por el espacio para las formas que vivían en las aguas someras y plataformas continentales. Otra posible causa es el rápido calentamiento y las fluctuaciones climáticas severas producidas por la glaciación concurrente en los dos polos. En las zonas templadas hay evidencia del enfriamiento y de la sequía en el registro sedimentológico mostrado por secuencias gruesas de dunas de arena y evaporitas. También las erupciones de lava basáltica en Siberia se han propuesto como causa; estas erupciones volcánicas fueron inmensas y enviaron una gran cantidad de sulfatos a la atmósfera. La combinación de sulfatos en la atmósfera y la eyección de cenizas pueden haber modificado las condiciones globales.

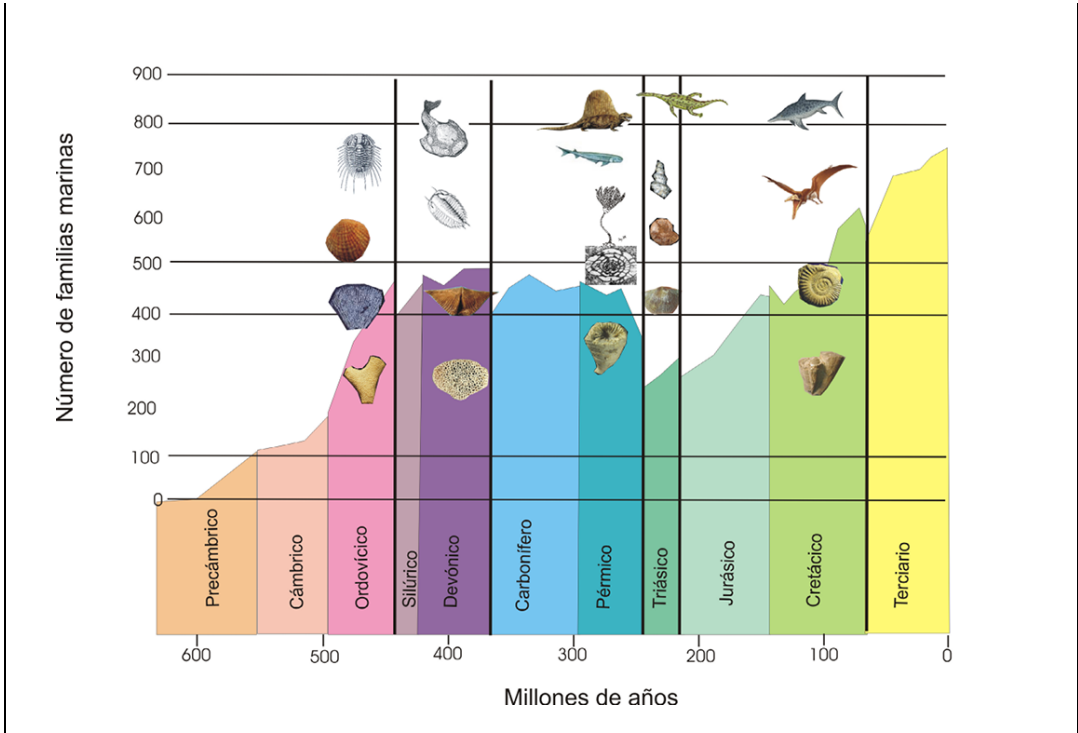
4. En la extinción de Triásico-Jurásico, hace 200 millones de años, se eliminó cerca del 20% de aproximadamente 300 familias biológicas de invertebrados y vertebrados marinos. En el ambiente marino fueron afectados los cefalópodos, gasterópodos, braquiópodos, bivalvos y los reptiles marinos. En la tierra, los insectos, peces de agua dulce y los "tecodontes" fueron afectados, además de que se ha observado un reemplazo faunístico muy marcado en el que grupos "arcaicos" -como laberintodontos, tecodontos, prolacertiformes, rincosaurios, terápsidos y grandes anfibios- fueron diezmados y en su lugar aparecieron en escena de manera más importante dinosaurios, cocodrilos, tortugas,

lepidosaurios y mamíferos (Benton, 1990a). Varios autores han notado que la extinción no fue sincrónica en el mar y en la tierra, y que además abarcó un lapso entre 18 y 25 millones de años. Para este evento se han propuesto varias causas como los cambios en el nivel del mar o la caída de un bólido, que dejó su huella en el impacto de Manicougan (Olsen *et al.*, 1987); otra de las posibles causas es el evento de rifting de grandes dimensiones. En ese periodo, en que existía un supercontinente, se empezó a formar una zona de rift a lo largo de lo que separaría el noroeste de África, el este de América y algunas partes de Europa. El vulcanismo podría haber producido derrames masivos de lavas volcánicas y la liberación de una gran cantidad de gases, lo que habría traído consecuencias en la atmósfera y en la química del mar.

5. La más estudiada es la transición Cretácico-Terciario de hace 65 millones de años, cuando desapareció cerca del 75% de todas las especies, el 23% de las familias y el 48% de los géneros. Entre los grupos que perecieron se incluyen dinosaurios, reptiles marinos, reptiles voladores, belemnoides, varias especies de plantas (excepto helechos y plantas que producen semillas), ammonites y rudistas. Otros organismos afectados fueron foraminíferos planctónicos, nannoplancton calcáreo, diatomeas, dinoflagelados, braquiópodos, moluscos, equinoides y peces. Notoriamente la mayoría de los mamíferos, aves, tortugas, cocodrilos, lagartijas, serpientes y anfibios no fueron afectados en esta extinción. Esta extinción fue altamente selectiva, algunos grupos fueron borrados de la faz de la tierra, otros sufrieron una baja considerable y apenas sufrieron daño (ver Carreño y Montellano-Ballesteros, 1997).

Las causas propuestas de esta extinción son variadas e incluyen, entre otras, el impacto de un meteorito de 10 km de diámetro que dejó su huella en el cráter de Chicxulub, en la península de Yucatán y los cambios en las condiciones climáticas.

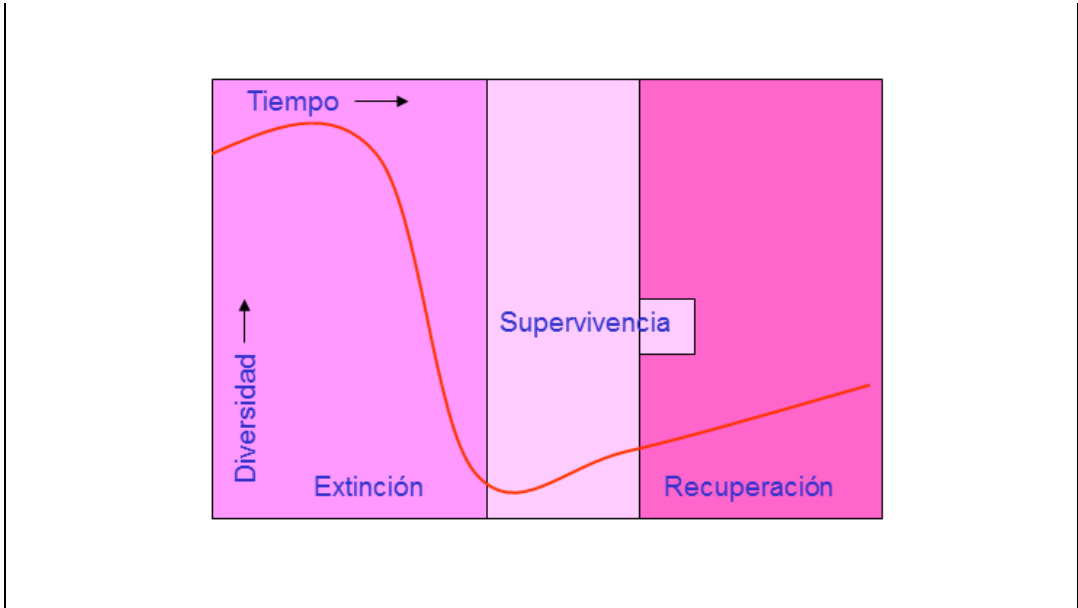
Figura 9.- Las “Big Five” de las extinciones masivas con ejemplos de algunos taxa que se extinguieron en esos eventos.



Tras las extinciones en masa

Hallam y Wignall (1997) han reconocido que, tras la fase o fases de extinción, se puede reconocer una fase de supervivencia, en la que se mantuvo una diversidad baja, sin cambios notables, y posteriormente se inició la fase de recuperación en la que la diversidad se incrementa (figura 11).

Figura 10. Variación de la diversidad a través de las distintas fases de una extinción en masa (tomado de Braga y Rivas, 2002).



Esto corresponde a lo que se ha observado en el registro fósil donde muchas de las radiaciones evolutivas estuvieron precedidas por la extinción de un grupo anterior. La recuperación posterior a la extinción masiva no es globalmente homogénea, pues dependió de la variabilidad de los linajes que sobrevivieron en cada una de las áreas y de las reacciones individuales ante el evento de extinción masiva.

No obstante, el modo en que afecta la extinción masiva a los procesos evolutivos ha sido discutido y analizado por Jablonski (1996) en varios trabajos, en los que propone tres puntos:

- se aceleran los procesos de extinción de fondo, lo que se refleja en que los taxones más propensos a la extinción en tiempos normales se ven más afectados durante estos eventos;
- se interrumpen los procesos evolutivos desarrollados durante los tiempos normales, y
- se cambian las reglas de extinción (ya que no se trataría de extinción de fondo), por lo que la supervivencia no es causada ni está completamente determinada por aquellos factores que son relevantes durante la extinción de fondo.

Las extinciones en masa no se limitan a eliminar linajes y adaptaciones originadas en régimen de extinción de fondo, también crean importantes oportunidades ecológicas y evolutivas, eliminando los taxones dominantes y permitiendo a otros grupos diversificarse posteriormente al periodo de extinción.

¿Cómo afectó el último evento de extinción a la fauna de vertebrados terrestres en México?

El último evento de extinción se dio en el Pleistoceno, donde la megafauna fue la más afectada y desaparecieron los mamíferos de gran tamaño.

Arroyo-Cabrales *et al.*, (2002) encontraron que de un total de 146 géneros descritos para el Pleistoceno, el 18.5 % se extinguió y el 6.2 % se considera extirpado, esto es, que ya no se encuentran en México aunque sí sobrevivieron en otras regiones como *Bison*, *Cervus*, *Cuon*, *Tremarctos*, *Equus*, *Synaptomys*, *Marmota* y *Myrmecophaga*. A nivel especie, de las 286 registradas, 85 están extintas (29.7%) y 12 extirpadas (4.2%). Los grupos más afectados fueron aquellos cuyos miembros formaban parte de la megafauna, como los Xenarthra (perezosos terrestres y gliptodontes), todos los elefantes y notoungulados desaparecieron, así como las tres cuartas partes de los Artiodactyla, la mayor parte de los Perissodactyla y la cuarta parte de los Carnívora (tigres dientes de sable), entre otros.

Si se compara la fauna de mamíferos del Cuaternario con la actual, se observa que la fauna reciente casi duplica el número de especies fósiles, hecho que está dado principalmente por la cantidad de pequeños mamíferos como ratones, murciélagos e insectívoros. Hay que señalar que esta diferencia se puede deber a que no se han realizado muchos estudios con microvertebrados fósiles, por lo que están pobremente representados en la faunas conocidas en México (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008).

Esta ola de extinción sigue el patrón que se dio a finales del Pleistoceno en otras partes del mundo, donde las formas de más de 100 kg desaparecieron de la faz de la tierra.

Aunque el registro fósil de reptiles y anfibios en México es muy pobre y está sesgado, ha sido posible documentar que sólo el 19.5 % de los géneros actuales tienen representantes fósiles, y lo que más bien se observa son cambios en la distribución geográfica, como es el caso de *Gopherus*, *Ambystoma*, *Bufo* (Tovar-Liceaga y Montellano, 2008).

El registro fósil de aves mexicanas es, al igual que el de herpetofauna, escaso, pero se pueden mencionar algunos puntos. Por un lado, se considera que la avifauna mexicana reciente es resultado del intercambio entre el norte y el sur del continente, en combinación con fenómenos de endemismo. Se observa que para el Pleistoceno el lugar en donde crece es América del Norte tropical, lo que aunado a los cambios climáticos y a los fenómenos geológicos locales, dio pauta para la diversificación de géneros (Corona, 2008). También se ha documentado la desaparición de una diversidad de especies que incluye aves acuáticas y terrestres; asimismo, se observan cambios en los patrones geográficos, como es el caso de los alcatraces *Morus* y el flamenco (*Phoenicopterus*).

Comentarios finales

La historia de la vida registrada en las rocas es como un libro donde están representadas algunas de las formas que vivieron en el pasado. La historia de la vida está salpicada por momentos de explosión de formas, pero también por momentos de “crisis”, en los que eventos de extinción masiva han afectado a un gran número de formas.

Estudiar cómo se han dado los eventos de extinción y su origen no es tarea fácil; hay un sin fin de factores metodológicos, tanto de índole biológico como geológico, que deben tenerse en cuenta para un mejor entendimiento de los mismos. Por ejemplo, la aparente desaparición de una especie en el registro fósil en un área determinada puede explicarse de cuatro formas: 1) la desaparición en el área puede ser la señal de una verdadera extinción, con la pérdida de todos los individuos de la especie; 2) la desaparición puede ser simplemente un evento local; 3) la especie simplemente evolucionó en algo más y 4) la desaparición se puede deber a la pobre conservación o a un muestreo inadecuado.

Falta mucho para entender la dinámica de las extinciones, qué es lo que las origina, cómo reacciona cada uno de los linajes ante un evento así, qué características tiene para sobrevivir, qué consecuencias puede tener en una comunidad la desaparición de ese linaje, por mencionar sólo algunos.

Actualmente se está viviendo la denominada “sexta extinción masiva”, la cual es un aceleramiento de la extinción de fondo. Nos preocupa ver como el hombre, con su comportamiento irracional y manejo de su entorno, está cambiando y desequilibrando el medio. Si miramos hacia atrás veremos que ninguna especie en la historia de la vida ha cambiado y alterado el entorno de esa forma, así de rápido y en esas dimensiones. No cabe duda de que esta extinción quedará plasmada en el registro fósil como una extinción masiva catastrófica; es difícil pronosticar quiénes serán las formas privilegiadas que sobrevivirán o que reemplazarán a las que actualmente se están extinguiendo, ni cómo lucirá el paisaje del futuro.

Referencias

- Agustí, J. (Ed) 1996. *La lógica de las extinciones*. Metatemas 42. Libros para pensar la Ciencia. Tusquets editores. España.
- Alvarez, L.W., Alvarez, W., Asaro, F., y Michel, H.V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208: 1095-1108.
- Archibald, D.J. 1996. *Dinosaur extinction and the end of an era. What the fossils say*. Columbia University Press. New York. pp. 237.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. y Johnson, E. 2002. La mastofauna del Cuaternario tardío de México. Pp. 103-124. En: M. Montellano-Ballesteros y J. Arroyo-Cabrales (Coord). *Avances en los estudios paleoamastozoológicos*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Colección Científica 443.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. y Montellano, M. 2008. Mamíferos del Cuaternario. pp. 233-236. En: CONABIO, *Capital natural de México*. Vol. 1. Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México.
- Benton, M.J. 1990a. End-Triassic. pp. 194-198. En: E.G. Derek y P. Crowther (Eds) *Palaeobiology: A Synthesis*. Blackwell Science Ltd.
- Benton, M.J. 1990b. Scientific methodologies in collision, the history of the study of the extinction of dinosaurs. *Evolutionary Biology*, 24:371-401.
- Braga, J.C., y Rivas, P. 2002. Macroevolución. pp. 323-352. En: M. Soler (Ed.) *Evolución: la base de la vida*. Proyecto Sur de Ediciones. España.
- Brenchley, P.J. 2001. Late Ordovician Extinction. pp. 220-223. En: D. Briggs y P. Crowther (Eds) *Paleobiology II*. Blackwell Science Ltd.
- Brocchi, G.B. 1814. *Conchiologia fossile subappennina con osservazioni geologiche sugli Appennini e sul suolo adiacente*. Milano.
- Buckland, W. 1823. *Reliquiæ Diluvianæ, or, Observations on the Organic Remains attesting the Action of a Universal Deluge*. John Murray, Londres. pp. 303.
- Carreño, A.L. y Montellano-Ballesteros, M. (Eds) 1997. *Extinción masiva del límite Cretácico-Terciario: mitos y realidades*. Unión Geofísica Mexicana, Monografía 4. 174 pp.
- Chaloner, W.G. y Hallam, A. 1989. *Evolution and extinction*. Proceedings of a Joint Symposium of the Royal Society and the Linnean Society. Held on 9 and 10 November 1989. Cambridge University Press.
- Corona, E. 2008. Diversidad de aves en el pasado. En: CONABIO, *Capital Natural de México*. Vol. 1. Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México. pp. 239-246.
- D'Orbigny, A. 1852. *Cours elementaire de Paleontologie et de Geologie Stratigraphiques*. V. Masson, Paris. pp. 1146 + 628 figs. (3 vol).
- Donovan, S. (Ed.) 1989. *Mass extinctions: processes and evidence*. Columbia

- University Press, NY.
- Cuvier, G. 1799. Mémoire sur les espèces d'éléphants vivantes et fossils. *Memoires de l'Academie des Sciences, Paris 2*, 1-32.
- Darwin, C. 1846. *Geological observations on South America. Being the third part of the geology of the voyage of the Beagle, under the command of Capt. Fitzroy, R.N. during the years 1832 to 1836.* Smith Elder and Co. London. pp. 280.
- Donovan, S. 1989. Palaeontological criteria for the recognition of mass extinction. pp. 19-36. En: S. Donovan (Ed.). 1989. *Mass extinctions: processes and evidence.* Columbia University Press, NY.
- Fisher, A.G., y Arthur, M.A. 1977. Secular variations in the pelagic realm. pp 19-50. En: H.E. Cook y P. Enos, (eds). *Deep-water carbonate environments.* SEMP, Special Publication, 25.
- Fox, W.T. 1987. Harmonic analysis of peridoc extinctions. *Paleobiology* 13:257-271.
- Flessa, K.W. y Jablonski, D. 1983. Extinctions are here to stay. *Paleobiology* 9:315-321.
- González Donoso, J.M., y Sequeiros, L. 1989. Los ritmos evolutivos y su problemática biocronológica. pp 109-120. En: Aguirre (ed.) *Paleontología, nuevas tendencias.* CSIC, Madrid.
- Hallam, A. 1984. Pre-Quaternary sea-level changes. *Annual Rev. Earth Planetary Sciences.* 12: 205-243.
- Hallam, A., y Wignall, P. 1997. *Mass extinction and their aftermath.* Oxford University Press. Oxford. pp 320.
- Hoffman, A. 1985. Patterns of family extinction depend on definition and geological timescale. *Nature* 315 (6011): 659-662.
- Hoffman, A. 1989. Changing palaeontological views on mass extinction phenomena. pp. 1-18. En: Donovan, S. (ed) 1989. *Mass extinctions: Processes and evidence.* Columbia University Press, N.Y.
- Jablonsky, D. 1986. Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach. pp 183-229. En: Elliot, D.K. (ed.) *Dynamic of extinction.* Wiley and Sons, N.Y.
- Jablonsky, D. 1996. Extinción de fondo frente a extinciones en masa, pp. 65-90. En: Agustí, J. (ed) *La lógica de las extinciones.* Metatemas 42. Libros para pensar la Ciencia. Tusquets editores. España.
- Kauffman, E.G. 1988. The dynamics of marine stepwise mass extinction. pp. 57-71. En: Lamolda, M., Kauffman, E.G. y Walliser, O.H. (eds) *Paleontology and Evolution: Extinction Events.* Revista Española de Paleontología.
- Lamarck, J.B. 1809. *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux.* Dentu, Paris. 872 pp.
- Lyell, Ch. 1832. Principles of Geology, being an attempt to explain the former

- changes of Earth's surface by references to causes now in Operation, vol II, Murray, London.
- Marshall, L.G. 1988. Extinction. Pp. 219-253. En: Myer, A.A., y Guiller, P.S. *Analytical Biogeography*. Chapman y Hall.
- MacGhee, G.R. 1989. The Frasnian-Famennian extinction event. Pp. 133-151. En: Donovan, S. (ed). *Mass extinctions: Processes and evidence*. Columbia University Press, NY.
- McGhee, G.R. 2001. *Late Devonian Extinction*, pp. 223-226. En: Briggs, D., y Crowther, P. (eds) *Paleobiology II*. Blackwell Science Ltd.
- McKinney, M.L. 1987. Taxonomic selectivity and continuous variation in mass and background extinctions of marine taxa. *Nature* 325: 143-145.
- Newell, N.D. 1982. Mass-extinction-illusion or realities. pp 257-263. En: L.T. Silver y Schultz, P.H. (eds) *Geological implications of impacts of large asteroids and comets on the Earth*. Special Paper of the Geological Society of America 190.
- Olsen, P., Shubin, N.H. y Anders, M.H. 1987. New early Jurassic tetrapod assemblages constrain Triassic-Jurassic tetrapod extinction event. *Science* 237: 1025-1029.
- Padian, K., Alvarez, W., Birkelund, T., Fütterer, F.T., Hsu, K.J., Lipps, J.H., McLaren, D.J., Raup, D.M., Shoemaker, E.M., Smith, J., Toon, O.B., y Wetzel, A. 1984. The possible influences of sudden events on biological radiations and extinctions. pp. 77-102. En: Holland, H.D., y Trendall, A.F. (eds). *Patterns of change in earth evolution (Dahlem Konferenzen)*, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer-Verlag.
- Paul, C.R.C. 1982. The adequacy of the fossil record, pp. 75-117. En: Joysey, K.A. y Friday, A.E. (eds). *Problems of phylogenetic reconstruction*. Systematics Association Special Volume 21.
- Paul, C.R.C. 1985. The adequacy of the fossil record reconsidered. *Special Papers in Palaeontology* 33:7-15.
- Raup, D.M. 1991. *Extinction: Bad genes or bad luck?* New York. W. W. Norton. pp. 210.
- Raup, D.M. y Sepkoski, J.J. Jr. 1982. Mass extinction in the marine fossil record. *Science* 215:1501-1503.
- Raup, D. M. y Sepkoski, J.J. 1984. Periodicity of extinction in the geologic past. *Science Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 81:801-805.
- Raup, D.M. y Sepkoski, J.J. Jr. 1986. Periodic extinctions of families and genera. *Science* 231: 833-836.
- Sanz, J., y Buscalioni, A.D. 1989. Extinción y registro fósil. pp. 297-316. En: Aguirre, E., (ed) *Paleontología*, Colección Nuevas Tendencias, CSIC, 10.
- Signor III, P.W. y Lipps, J.H. 1982. Sampling bias, gradual extinction patterns and

- catastrophes in the fossil record. pp. 291-296. En: Silver, L.T. y Schultz, P.H. (eds.). *Geological implications of impacts of Large Asteroids and Comets on the Earth*. Special Paper 190, Boulder, Colorado. Geological Society of America.
- Stanley, S.M. 1987. *Extinction. Scientific*. American Books. NY. pp 242.
- Stigler, S.M. y Wagner, M.J. 1987. A substantial bias in nonparametric tests for periodicity in geophysical data. *Science* 238: 940-945.
- Tovar-Liceaga, R.E. y Montellano, M. 2008. Herpetofauna del Cuaternario. pp. 236-239. En: CONABIO, *Capital natural de México*. Vol. 1. Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México.
- Van Valen, L.M. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1:1-30.
- Wignall, P.B., 2001. End-Permian extinction. pp. 226-229. En: Briggs, D., y P., Crowther (eds) *Paleobiology II*. Blackwell Science Ltd.

EVOLUCIÓN DE LA MORFOLOGÍA: TASAS, TENDENCIAS Y PATRONES

Francisco Sour Tovar y Sara Alicia Quiroz Barroso³¹

Introducción

Las diferencias morfológicas entre los individuos de una población, o entre los individuos de poblaciones o especies diferentes, son el resultado de diversos procesos que ocurren durante la evolución biológica. Estas diferencias se pueden agrupar en tres clases de acuerdo al tipo de novedades que representan: la primera se refiere a los cambios continuos que se manifiestan en el tamaño de determinadas estructuras o del organismo en su conjunto; el aumento o la disminución en la masa o tamaño corporal es un ejemplo que se observa a lo largo de la evolución de muchos linajes. Una segunda clase son los cambios estructurales, en los que varía la forma o el número de determinados caracteres; ejemplo de esto son los cambios en el tipo de dentición o la modificación de las extremidades con distintas funciones que se observan en linajes diferentes de mamíferos. La tercera clase de cambios son los llamados geomórficos, en los que las diferencias son producto del origen de nuevos caracteres, como ocurrió con la aparición de las glándulas dérmicas en los primeros anfibios, el huevo amniótico en los amniota o el pelo y las plumas en mamíferos y aves, respectivamente.

Algunos ejemplos del desarrollo de una novedad morfológica se pueden observar en especies con ciclos de vida muy cortos, que producen varias generaciones en breves periodos de tiempo. Otros ejemplos se han analizado en poblaciones controladas artificialmente que permiten, con algunos problemas y limitaciones, cuantificar o cualificar el papel de la selección natural. Sin embargo, dado el marco temporal en que se desarrollan estos ejemplos, no es posible analizar el efecto de los cambios a lo largo de la historia evolutiva de un linaje o de clados compuestos por unidades supraespecíficas, es decir, no es posible observar cómo influyen estos cambios en la evolución de una especie hacia otra y mucho menos advertir cómo repercuten en el origen de taxa superiores. En este contexto, el registro fósil representa una fuente de

información muy importante, ya que permite analizar de manera fidedigna las tendencias o direcciones del cambio evolutivo, así como el ritmo y las velocidades en que este ha ocurrido y los patrones o pautas que marcan la historia de los grupos que han conformado la biodiversidad pasada y presente.

Análisis de la evolución de la morfología

El estudio del cambio morfológico de un linaje o de un clado a través del tiempo implica tener en cuenta una diversidad de factores y procesos que determinan el curso y la velocidad en que se produce este cambio. Una forma simplificada para analizarlos es el modelo propuesto por A. Seilacher (1970; 1991), que se ilustra como un triángulo cuyas aristas representan los tres factores que limitan el cambio morfológico en los seres vivos. Estos factores son el filogenético, el funcional y el estructural (“fabricacional” de acuerdo a Seilacher), por lo que el morfotipo se ubica dentro del triángulo como un punto cuya posición y grado de movilidad está limitado siempre por la interacción de los tres componentes (cuadro 1). Puesto que se trata de un modelo análogo al de nicho ecológico, considerado como un espacio multidimensional en donde cada dimensión es uno de los factores que determinan la adaptación y la adecuación de las especies, la plasticidad morfológica de los organismos en el triángulo de Seilacher está determinada por la fuerza de los tres componentes. Esto repercute en la capacidad de cada taxa para moverse a través del tiempo y del espacio de acuerdo al cambio ambiental, lo que se hace evidente cuando se analiza el registro fósil.

El factor filogenético. Este es el factor más importante en el modelo de Seilacher y hace referencia a la herencia genética, que es común para todos y cada uno de los organismos que comparten un plan estructural básico que permite agruparlos en determinada unidad taxonómica. Por ejemplo, a nivel de phylum todos los moluscos (aplacóforos, monoplacóforos, polioplacóforos, gasterópodos, pelecípodos, escafópodos, cefalópodos y las clases extintas) presentan los caracteres morfológicos propios del plan estructural Mollusca, como son el pie, la rádula, el manto, la cavidad del manto y la concha, entre otros. El grado de plasticidad de estas sinapomorfias es el factor que determina hasta dónde puede moldear la selección natural la morfología de un organismo para el desempeño de cierta función en particular. En este proceso cada rasgo o conjunto de rasgos morfológicos pueden evolucionar de manera independiente, a diferente velocidad, o en diferentes tiempos con respecto al cambio de otros caracteres. Este fenómeno se llama evolución en mosaico, que en buena medida da origen a las diferencias que distinguen a los taxones

agrupados en una unidad mayor. El componente filogenético es la causa de que ciertas adaptaciones similares se desarrollen a partir de estructuras diferentes en grupos no relacionados en su origen (homoplasias), ejemplo de ello son todos los casos de convergencia evolutiva. También es el factor que determina que en diversos grupos de organismos se encuentren estructuras vestigiales, producto de la modificación incompleta de un rasgo ancestral; la presencia de una cintura pélvica reducida y no funcional en mamíferos marinos, o la existencia de vestigios de pelvis en boas y pitones, son ejemplos típicos de esto. Contrario a este proceso, en poblaciones de diversos tipos de organismos se llega a observar el nacimiento de individuos con estructuras similares pero no homólogas a las que presentaron sus ancestros. Estas apariciones se llaman atavismos y, a diferencia de las estructuras vestigiales, no son una prueba fidedigna de ancestría o de procesos evolutivos, sin embargo son evidencia del potencial de cambio morfológico que existe en todos los seres vivos.

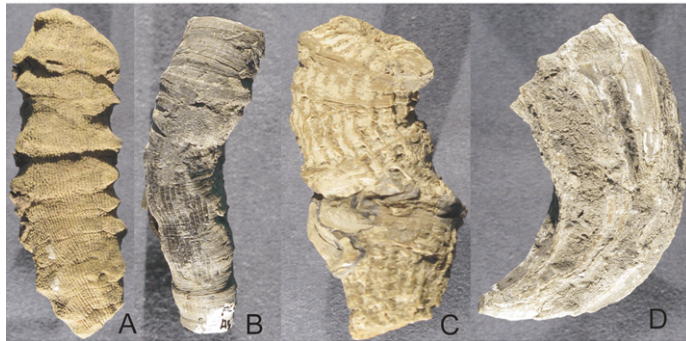
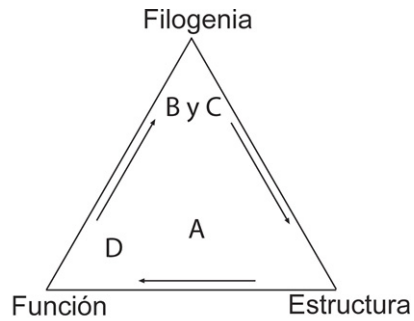
El factor funcional. Dentro de la teoría evolutiva se ha manejado tradicionalmente la idea de que cada parte de un organismo desempeña una o varias funciones específicas y que su morfología es producto de la selección natural que actúa a lo largo de generaciones. El modelo de Seilacher retoma esa premisa, marcando que la función a desempeñar es el segundo factor que determina la morfología de las estructuras del organismo. Asume que la forma es variable a través del tiempo y que las funciones de cada estado pudieron ser iguales o diferentes, pero siempre cubriendo necesidades vitales. En estas ideas está implícito el aceptar que la función de una estructura puede ser el factor que determina el cambio morfológico, dado que la selección puede dirigirlo hacia formas cada vez más eficientes. La función también puede jugar un papel importante en el desarrollo de coadaptaciones, en donde la morfología de una estructura puede ser una respuesta al cambio morfológico de otra; por ejemplo, el desarrollo de corazas corporales gruesas y pesadas durante la evolución de los peces ostracodermos y placodermos determinó que el sistema muscular y la morfología de las aletas de esos peces (carentes de articulación) también se desarrollaran o modificaran para lograr un nado eficiente.

El factor estructural. La tercera arista del triángulo de Seilacher hace referencia a los procesos y materiales relacionados con el origen y crecimiento de las partes de un organismo. El análisis de este factor permite responder cuestiones como ¿a partir de qué tipo de células se desarrolla cada parte o región corporal?, ¿cómo se diferencian los tejidos? o ¿cómo se secretan y crecen las partes esqueléticas?. El arreglo celular, la actividad metabólica, el

tipo de tejido y la composición química del esqueleto o de la concha, entre otros factores, marcan el límite de la función y la forma que la selección puede dar a una estructura. Ejemplos clásicos de este factor son el tamaño y el peso que puede alcanzar un animal terrestre, la geometría que puede presentar el esqueleto o la concha, la relación entre el tamaño corporal y la envergadura de las alas en organismos voladores o el tamaño mínimo que puede tener un organismo homeotérmico.

Cuadro 1

Triángulo de Seilacher y morfotipos convergentes. A. *Ethmophyllum* sp. (esponja del Orden Archaeocythida), Cámbrico Inferior de Sonora; B. *Amplexiphyllum hamiltonae* (coral rugoso), Devónico Medio del NE de Estados Unidos; C. *Axosmilia* sp. (hexacoral), Cretácico Inferior de Puebla; D. *Titanosarcolites* sp. (rudista, molusco bivalvo), Cretácico de Michoacán. La morfología similar de estas especies es un ejemplo de convergencia evolutiva resultado de la adaptación de los cuatro grupos a ambientes marinos someros de alta energía en los que formaron parte de comunidades arrecifales. La posición de cada morfo en el triángulo de Seilacher indica qué factor determinó en mayor medida el desarrollo de la morfología compartida: en el caso de los corales es la filogenia, ya que desde el origen del grupo la simetría radial y todos los rasgos morfológicos que son adaptaciones a los hábitos arrecifales forman parte del plan estructural de cnidarios; en los arqueociátidos son la estructura y la función, ya que como representantes del phylum Porifera es su plasticidad morfológica la que les ha permitido desarrollar rasgos adaptativos en diferentes condiciones ambientales; en el caso de los rudistas la influencia de la función es evidente, ya que es el grupo que presenta más modificaciones con respecto al plan estructural que caracteriza a los moluscos bivalvos, que no es la óptima en ambientes arrecifales. La similitud morfológica en estos grupos también puede ilustrar el concepto de morfoespacio, considerando que la convergencia es una respuesta a la ocupación de nichos expuestos a condiciones ambientales muy similares. Generalmente los grupos no coexistieron en espacio y tiempo; la excepción se encuentra entre hexacorales y rudistas, que fueron contemporáneos y llegaron a vivir formando parte de los mismos arrecifes; en estos casos los rudistas se encuentran normalmente en mayor abundancia y relegando a los corales a un papel secundario.



En todos los ejemplos citados, uno o varios de los factores enunciados por Seilacher marcan los límites que puede alcanzar un rasgo morfológico en tamaño o geometría.

El triángulo de Seilacher y el modelo de picos y valles adaptativos

El modelo de picos y valles adaptativos permite visualizar la manera en que los seres vivos evolucionan como resultado de su seguimiento al cambio ambiental. Considera que el ambiente es un mosaico de muchas facetas que cambia a través del tiempo de manera azarosa para los seres vivos y que es un complejo espacio-temporal en donde cada grupo de organismos vive y se distribuye de acuerdo a sus propiedades adaptativas. Dicho de otra manera, el modelo establece que si se da un cambio ambiental en determinada localidad, los organismos euriptos, capaces de tolerar rangos muy amplios de determinadas condiciones ambientales, sobreviven al cambio. También lo hacen los que por su alta variabilidad genotípica o fenotípica cambian sus frecuencias poblacionales hasta alcanzar el óptimo morfológico que les permita sobrevivir con éxito bajo las nuevas condiciones. En este proceso, tanto la historia filogenética del taxa que determina el plan estructural del organismo como la capacidad de cada estructura para realizar diversas funciones, o de modificarse y desempeñar otras nuevas, son las limitantes intrínsecas que determinarán si un taxa se extingue o evoluciona ante el cambio. Como ya se

mencionó, cuando esto sucede es posible observar el cambio morfológico a través del registro fósil y gracias a ello sabemos que la evolución orgánica se puede dar a diferentes velocidades, en sentidos o direcciones reales o aparentes que llamamos tendencias, y que las velocidades y tendencias son diferentes y generalmente independientes en todos los grupos taxonómicos, relacionados o no filogenéticamente.

El concepto de morfoespacio

El triángulo de Seilacher representa una aproximación para estimar la medida en que cada factor ha influido en el desarrollo de una determinada morfología. En este modelo se contempla de manera implícita que para realizar estas estimaciones es necesario aplicar conocimientos derivados de diversas disciplinas biológicas y por lo tanto conocer los principios biomecánicos, ecológicos o filogenéticos que rigen la relación forma-función. Cuando se logra cuantificar el papel de cada uno de esos factores es posible expresar el resultado por medio de gráficos multidimensionales que han sido llamados morfoespacios. El concepto tiene su origen en los trabajos de David Raup, quien, en los años sesenta, analizó la influencia de los factores fisicoquímicos y las reglas geométricas que determinan el tipo de enrollamiento de las conchas de gasterópodos durante su ontogenia. Este tipo de análisis forman parte de la llamada Morfología Teórica y han permitido, entre otras cosas, generar modelos que explican la generación de determinadas morfologías e incluso establecer la existencia de posibilidades morfológicas aún no desarrolladas por ningún tipo de organismo. De acuerdo a esto, se considera que la diversidad biológica como producto de la evolución presenta morfoespacios no ocupados, vacíos que se presentan por diversas causas filogenéticas, funcionales o estructurales. Esos análisis también explican por qué grupos biológicos independientes filogenéticamente han evolucionado hacia morfologías similares, fenómeno que se conoce como convergencia, o cómo un linaje radia hacia dos o más morfoespacios en eventos de especiación y radiación adaptativa.

Tasas evolutivas

La tasa o velocidad de evolución es una estimación del cambio biológico con respecto al tiempo. El interés que los paleontólogos y los biólogos evolutivos han mostrado en su estudio se debe a que las tasas son un dato común en los análisis de diferentes procesos, ya que permiten conocer qué tan rápido o qué tan lento ocurren estos, pero también cuál es la dinámica del cambio evolutivo. Los estudios han sido diseñados con la intención de comparar las tasas de

evolución en una variedad de formas dentro y entre grupos, los escenarios ecológicos y la geometría de linaje (por ejemplo, las secuencias ancestro-descendiente pueden o no incluir la división de un linaje). A medida que el interés ha ido aumentando, se ha hecho necesario cuantificar las tasas de evolución y analizar la problemática que esto representa (Fisher, 1990).

G. G. Simpson, quien estableció que la Paleontología y la Neontología están firmemente unidas por el lazo de la evolución, fue uno de los primeros evolucionistas en estudiar las tasas evolutivas. Entre 1944 y 1953 analizó diversos casos del registro fósil que evidenciaron que la evolución era un proceso que actuaba a ritmos muy diversos, no solo en linajes independientes sino también dentro de la historia de uno solo; de acuerdo a ello propuso que las tasas pueden clasificarse por su valor absoluto en bajas, medias o altas, y en ese sentido acuñó los términos braditelia, horotelia y taquitelia para referirse respectivamente a esas velocidades. Con su trabajo también resaltó la importancia de distinguir entre velocidades filogenéticas y velocidades de frecuencia taxonómica, en donde las primeras miden el cambio dentro de un linaje a nivel de especie (cambio filético o anagenético) y las segundas se refieren a la velocidad de aparición de nuevos grupos taxonómicos dentro de un taxón superior (Foote y Miller, 2007). Los conceptos de Simpson siguen vigentes, pero actualmente el enfoque que se da al estudio de las tasas de cambio evolutivo y las discusiones que existen alrededor del tema, establecen que además de las tasas de cambio morfológico y taxonómico, es posible estimar la velocidad del cambio genético a través del tiempo.

Tasas genéticas

Hay dos métodos principales para analizar las tasas del cambio genético: uno se enfoca principalmente a la cuantificación de las tasas de sustitución de nucleótidos de DNA; el otro tiene como objetivo medir las tasas de reordenación genética. En ambos casos se supone que el cambio ocurre a tasas constantes y se analizan los procesos de cambio que actúan a distintos niveles dentro de la estructura genética; las diferencias residen en que cada uno de esos métodos ofrece una perspectiva particular del cambio evolutivo, y son las diferencias metodológicas las que provocan que se llegue a resultados diferentes en el cálculo de la distribución de frecuencias, incluso dentro de un mismo taxa (Fisher, 1990).

La suposición de una tasa de cambio constante propició el desarrollo del conocido modelo del Reloj Molecular, en el que se utiliza la diferencia genética entre un par de especies para estimar el tiempo de divergencia a partir del ancestro común (Zuckerkandl y Pauling, 1962). Hay varias dificultades

conceptuales y empíricas alrededor de este modelo, pero el problema más importante que se presenta hace referencia a que la constancia de las tasas de sustitución molecular es algo excepcional y no la norma (Magallón, 2004). Esta irregularidad se debe a que cada especie y su genotipo están expuestos a factores específicos, como el tiempo en que se producen nuevas generaciones, el tamaño efectivo de las poblaciones y las tasas de mutación particulares (Rutschmann, 2006). Para tratar de compensar o disminuir los errores que estos factores pueden provocar, se han propuesto algunos métodos que recurren a puntos o referencias de calibración que permitan estimar edades mínimas para los nodos de un árbol filogenético, la mayoría de ellas en unidades de millones de años (Magallón, 2004).

Los principales tipos de información utilizada para calibrar un árbol filogenético se obtienen a partir de eventos geológicos relacionados con la tectónica de placas, como son las etapas de formación de islas volcánicas, las orogenias, etc; de estimaciones a partir de estudios de datación molecular independientes (puntos de calibración indirectos o secundarios utilizados para muchos grupos, particularmente para aquellos en los cuales el registro fósil es escaso o no existe), y del propio registro fósil. El uso de cada uno de estos tipos de información presenta desventajas y está sujeto a errores (Forest, 2009). Por ejemplo, el registro fósil más antiguo de un taxa no indica necesariamente la edad de su origen, ya que el registro pudo formarse en el tiempo en que el grupo fue más abundante y en el que se favoreció la acumulación de restos con posibilidad de fosilizarse.

Pese a lo anterior, la edad de un fósil permite constreñir la edad mínima de un evento de divergencia entre los diferentes linajes de organismos, sirviendo como referencia en los procedimientos de calibración de las hipótesis filogenéticas mediante el factor tiempo (Benton y Ayala, 2003). Esta datación mínima se obtiene considerando la edad del fósil más antiguo perteneciente a cualquiera de los dos linajes que parten de un nodo determinado, es decir de grupos hermanos. La delimitación de la datación máxima, menos confiable, se obtiene mediante las edades máximas de los dos grupos hermanos y la edad de la formación fosilífera subyacente que carece de los fósiles del clado correspondiente. Por ejemplo, un fósil asignado al Paleoceno teóricamente puede tener cualquier edad entre 55.8 y 65.5 m.a.. Cualquier tiempo asignado a la calibración dentro de esta época puede ser técnicamente apropiada, pero podría resultar en estimaciones significativamente diferentes para otros nodos en el árbol. Debido a que el registro fósil representa una edad mínima, es preferible utilizar el límite superior de la división geológica (en este caso 55.8 m.a.) en cualquier estudio de datación molecular.

Lo incompleto y fragmentario del registro fósil introduce varios sesgos importantes, como la posibilidad de evaluar sinapomorfias que definen a los clados estudiados. No obstante, la congruencia entre el orden de los fósiles en las rocas y el orden de los nodos en los cladogramas indica que el orden de aparición de linajes dentro del registro fósil no es un patrón azaroso o casual.

En los últimos años se han hecho estudios intensos que evalúan la información proveniente del registro fósil para el fechamiento del origen de grupos mayores, en particular tratando de establecer su confiabilidad en cuanto a fijar edades mínimas y máximas para datar cada evento implicado en la elaboración del árbol de la vida. Ejemplos de estas dataciones son el momento de divergencia entre protostomados y deuterostomados que se produjo como mínimo hace 531.5 m.a. y como máximo hace 551.8 m.a., y la divergencia entre peces y tetrápodos ocurrió como mínimo hace 416.1 m.a. y como máximo hace 421.75 m.a.; la divergencia entre anfibios y amniotas se dio por lo menos hace 330.4 m.a. y como máximo 350.1 m.a.; la divergencia entre los clados reptiles-aves y mamíferos tiene como fecha mínima 312.3 m.a. y máxima 330.4 m.a.; la divergencia entre chimpancés y humanos debe haber ocurrido al menos hace 6.5 m.a. y no más de 10 m.a. (Benton y Donoghue, 2007; Donoghue y Benton, 2007).

Tasas taxonómicas

El estudio del registro fósil ha permitido establecer el tiempo que tarda una especie en dar origen a otra dentro de un linaje, así como el número de unidades taxonómicas que surgen o desaparecen dentro de un grupo filogenético por unidad de tiempo. A partir de estos datos se pueden establecer las llamadas tasas tempofiléticas, postuladas por Simpson (1961), y las tasas de grupo. Las primeras hacen referencia al tiempo que tarda una especie en evolucionar hasta dar origen a otra; este cambio solo es observable cuando el registro fósil brinda la suficiente información para medir cambios anagenéticos. Las tasas de grupo son más fáciles de medir y pueden consistir en la estimación de tasas de aparición, de frecuencias de duración o bien de tasas de renovación. La figura 1A representa la historia de la diversificación de familias en los mamíferos durante el Paleógeno (excepto murciélagos y ballenas), mientras que la Figura 1B representa la historia de las familias de bivalvos marinos durante el Fanerozoico. De acuerdo a estas gráficas, los bivalvos han evolucionado mucho más lentamente y experimentado una renovación muy inferior a la de los mamíferos. Dentro de la historia de cada grupo, las tasas de evolución taxonómica varían a través del tiempo: en los bivalvos la tasa de aparición de familias fue muy elevada durante el Mesozoico

Temprano y el Cenozoico Temprano, y su diversificación continúa en el presente, mientras que en los mamíferos se presentaron valores máximos durante el Paleoceno y el Oligoceno.

Un punto en contra de las tasas taxonómicas de grupo es que comprenden tanto a los acontecimientos anagenéticos como a los cladogenéticos, midiendo la actividad evolutiva pero sin indicar la magnitud del avance evolutivo en cuanto al incremento en la complejidad estructural o del potencial adaptativo que sí es posible de analizar en las tasas de cambio morfológico. Un punto a su favor es que en algunas líneas evolutivas elegidas cuidadosamente, las tasas de grupo se aproximan a las tempofiléticas a lo largo de ciertas tendencias evolutivas. En el linaje del caballo, partiendo de la forma ancestral *Hyracotherium* del Eoceno, hasta el caballo actual *Equus*, los géneros implicados dan como resultado un promedio en la tasa de grupo de 0.13 géneros por millón de años (Simpson, 1953).

Al interpretar estas tasas es importante considerar las posibles complicaciones derivadas de los sesgos tafonómicos (es decir producto de los procesos bajo los cuales se formó la asociación fósil) y del uso de listas taxonómicas que pueden estar incompletas, así como de la aplicación de una práctica taxonómica diferencial entre y dentro de los grupos que están siendo comparados (Raup y Marshall, 1980).

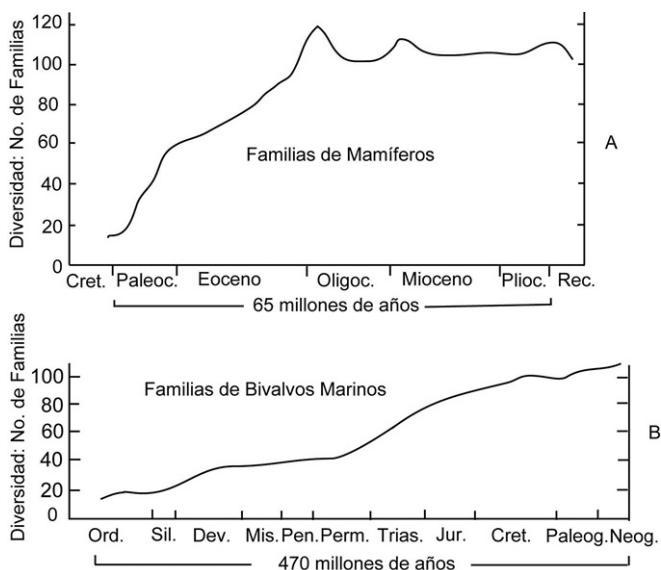
De la información que aparece en el cuadro 2 es posible cuantificar el número de taxa que aparece por unidad de tiempo, así como su duración. Con esta información es posible establecer las tasas de evolución taxonómicas en el linaje de homínidos.

Tasas morfológicas

La medición de tasas morfológicas puede basarse en los cambios de uno o más rasgos anatómicos que ocurren a lo largo de la historia de un linaje. Esto es posible cuando los rasgos morfológicos pueden muestrearse en una sucesión de intervalos estratigráficos, permitiendo calcular las tasas directamente a partir del registro fósil. Generalmente no es posible observar el cambio evolutivo en un instante de tiempo; en lugar de ello, para un rasgo x se observa un cambio neto Δx sobre un intervalo de tiempo transcurrido Δt , y la manera en que se estima la tasa de cambio depende en cómo se asume que procede la evolución entre los puntos muestreados. Por ejemplo, el cambio en el tamaño corporal observado en cualquier grupo orgánico puede estimarse de acuerdo a tres modelos (Foote y Miller, 2007):

Figura 1. .A: diversificación de familias de mamíferos durante la era Cenozoica (65 m.a.); B:

diversificación de familias de bivalvos marinos durante el Fanerozoico (540 m.a.). La explicación de las gráficas aparece en el texto.



1. Tasa absoluta.- Suponiendo que el cambio es constante, se puede establecer en cuántas unidades, gramos en este caso, se incrementará la masa corporal por millón de años: el linaje evolucionará en Δt por millón de años a partir de x_1 a tamaño x_2 , esto es, $x_2 = x_1 + g \Delta t$. Dado que el patrón de cambio será lineal a través del tiempo, es posible estimar la tasa de cambio de la masa corporal con la siguiente fórmula:

$$g = (x_2 - x_1) / \Delta t, \text{ ó } g = \Delta x / \Delta t.$$

2. Tasa relativa o tasa proporcional.- Se asume que la tasa es constante en un valor r ; por ejemplo, un incremento del 10% de la masa corporal por millón de años; en este caso la tasa de cambio es exponencial y el linaje en cuestión evoluciona desde un tamaño x_1 a un tamaño x_2 de acuerdo a la fórmula $x_2 = x_1 \times e^{r\Delta t}$, donde e es la base de logaritmo natural. En este modelo se puede estimar la tasa de evolución como $r = \ln(x_2 / x_1) / \Delta t$, donde \ln denota el logaritmo natural.

El biólogo J. B. S. Haldane (1949) sugirió el darwin (d) como unidad de medida estandarizada para tasas de cambio proporcionales, en donde un d es = a una unidad de logaritmo natural por millón de años (m.a.). Por ejemplo, duplicar el tamaño en 2 m.a. podría corresponder a una tasa de $\ln(2) / 2$, o 0.347 d. Al estudiar la variación en tasas de

cambio de tamaño dentro de un grupo de especies relacionadas, el manejo de esta unidad permite visualizar fácilmente las tasas. Aún en un grupo de especies muy homogéneo, se observa que el cambio evolutivo varía sustancialmente en velocidad y dirección. Esta variación es uno de los resultados más generales que se observa en el análisis del registro fósil.

3. Tasas de cambio en la desviación estándar por generación.- Fueron propuestas en 1993 por el paleontólogo P. D. Gingerich, considerando que la tasa evolutiva puede ser expresada como $(\Delta x / s) / (\Delta t / t_g)$, en donde s es la desviación estándar del valor del rasgo dentro de una población fósil, Δt es el tiempo transcurrido en años y “ t_g ” es el tiempo de generación, también en años. Tasas de evolución del orden de 0.1 de desviación estándar por generación son típicas de poblaciones modernas. Para especies extintas, el tiempo de generación es desconocido, aunque es posible hacer una aproximación utilizando a sus parientes vivos más cercanos.

Los tres mecanismos para medir tasas morfológicas y que cuantifican los cambios en medidas aritméticas a través del tiempo, en medidas logarítmicas a través del tiempo o como cambio en las desviaciones estándar de uno o una serie de caracteres por generación, dan una idea muy clara del cambio morfológico neto en relación al tiempo transcurrido. Sin embargo, debe considerarse que la medida sólo es real si la tasa y dirección del cambio son persistentes a través de todo el tiempo que toma el cambio neto. Este proceso no es universal y son más comunes los casos en que una tendencia de cambio morfológico sufre variaciones, incluso reversiones, en su dirección; esto implica que la tasa estimada de cambio no establece con claridad qué tan rápido puede ocurrir el cambio evolutivo en escalas temporales más cortas (Foote y Miller, 2007). Por ejemplo, en una secuencia evolutiva hipotética en que la masa corporal sea de 10 g, 15 g, 10 g, 15 g, 20 g, el estimado de la tasa de cambio indica en cuánto tiempo se efectuó el proceso por el que se duplicó la masa neta y establece la velocidad como una constante, sin embargo no refleja los cambios en la velocidad que están implicados en las reversiones que se observan. Pese a estas limitaciones, la estimación de las tasas evolutivas morfológicas con medidas aritméticas o logarítmicas y su análisis comparativo, ha permitido generar modelos que permiten comprender el origen de taxa superiores y la naturaleza de diversos eventos de radiaciones adaptativas.

El cuadro 2 también contiene información sobre los cambios que se dan en la morfología craneana de homínidos a través del tiempo. Con ella se podrían

estimar las tasas de evolución de uno o de un conjunto de caracteres que pueden medirse, como peso, dimensiones o volumen.

Braditelia versus Taquitelia: aspectos bióticos y abióticos que influyen en las tasas evolutivas

Al considerar la relación entre las tasas de evolución y diversos patrones macroevolutivos, actualmente se desarrolla un debate cuyos temas centrales giran alrededor de los postulados de la teoría del equilibrio puntuado (Eldredge y Gould, 1972), en particular el que sostiene que la evolución muy lenta es la norma y que los rápidos momentos de cambio son raros pero de grandes consecuencias. Casos extremos de este proceso lo representa la existencia de los llamados organismos pancrónicos, grupos de organismos que han sobrevivido con poco o nulo cambio morfológico a lo largo de un gran intervalo de tiempo geológico y que por lo tanto presentan tasas de evolución muy bajas. Un ejemplo comúnmente citado es el de los xifosuros (cacerolitas de mar), ya que es evidente la similitud anatómica entre la especie *Limulus vicensis* del Triásico y la especie actual *Limulus polyphemus*. En este y en muchos otros ejemplos, la explicación recurrente considera que la morfología que presentan los organismos pancrónicos es funcional en condiciones ambientales muy diversas y por ende no se ve expuesta a la selección natural de tipo direccional. Otras explicaciones hacen referencia a patrones de distribución geográfica relictual, como en el caso de *Sphenodon*, reptil rincocéfalo de Nueva Zelanda conocido como tuátara, o de *Lepisosteus*, pez holosteo de la Península de Yucatán y Centroamérica llamado pejelagarto o catán.

Como se mencionó, los organismos pancrónicos son resultados extremos de la evolución braditélica; sin embargo esta es un proceso común, producto de la interacción de múltiples factores que operan a diferentes niveles y que afectan a las tasas de evolución. Por ejemplo, a nivel de especie intervienen factores como las tasas de mutación, la duración de cada generación, el grado de especialización de recursos, así como la naturaleza, cantidad y distribución de la variabilidad entre poblaciones. Otros factores son extrínsecos, como la tasa de cambio ambiental, el nivel de competencia interespecífica o bien la tasa o incidencia de fragmentación de hábitat por procesos geomorfológicos o tectónicos (Fisher, 1990). Un trabajo que ilustra la influencia de estos factores en el tipo de tasas evolutivas es el de Márquez y Trifonova (2000), quienes estudiaron la evolución de un conjunto de especies de diferentes subórdenes de foraminíferos triásicos de lo que fue el extremo occidental del mar de Tethys, mediante el estudio de las tasas evolutivas y el análisis de policohortes ,

detectaron tasas elevadas de especiación como consecuencia de la progresiva ocupación de los nichos ecológicos vacíos después de la gran extinción del Pérmico Tardío; durante ese mismo período, las tasas de extinción también son elevadas debido a la persistencia de condiciones ambientales inestables y a la aparición de numerosas especies nuevas con escaso éxito evolutivo. Durante el Triásico Medio y Tardío, los ambientes se estabilizaron, por lo que se presentan faunas abundantes y diversificadas con bajas tasas de especiación y extinción. Hacia finales del Triásico se produjo otra crisis importante que llevó a la desaparición de cerca del 50% de las especies de foraminíferos presentes en ese período. Todos los cohortes presentan un patrón similar y sincrónico que indica que las extinciones, en el caso de los foraminíferos, se debieron a cambios ambientales desfavorables que afectaron a todos los cohortes a la vez. En relación con las causas de las extinciones, se sugiere que tuvieron que ver al menos en parte con los profundos cambios en la química oceánica que suelen producirse en las etapas regresivas. El hecho de que sean formas de esqueleto aragonítico las más afectadas durante los momentos de crisis, apoyaría esta explicación.

En cuanto a los niveles en que operan los diferentes tipos de tasas evolutivas, es posible analizarlos brevemente a partir de la figura 2. En ella se observan seis gráficas que representan el cambio morfológico (eje horizontal) con respecto al tiempo (eje vertical); cada ramificación en las diferentes gráficas representa el surgimiento de una nueva morfología a través del tiempo y también representa el origen de nuevos taxones. La longitud de cada rama y su verticalidad u horizontalidad indican la velocidad a la que se alcanza la modificación o el conjunto de cambios; de acuerdo a ello, los esquemas del lado izquierdo con las ramas principalmente verticales y largas indican tasas braditéticas; las del lado derecho, en donde cada rama o la gráfica en su conjunto tiene una clara proyección horizontal, representan una diferenciación morfológica rápida o taquitética.

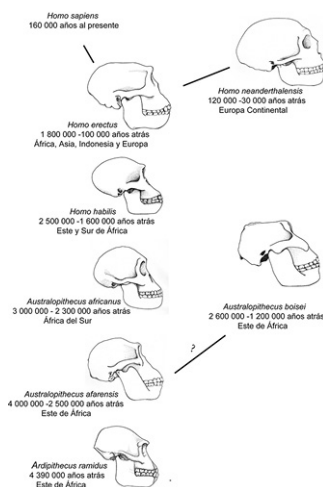
Comparando por pares cada esquema se pueden encontrar diferentes situaciones producto de la influencia de diversos factores: por ejemplo entre el par A-B, las diferencias en las tasas de transformación tempofilética se pueden explicar pensando que el clado A, de ritmo lento, se desarrolló en ambientes muy estables; por el contrario, B, con un ritmo taquitético, evolucionó enfrentando cambios ambientales acelerados; en este par las diferencias también se pueden explicar considerando los grados de variabilidad morfológica o genética que cada grupo orgánico presenta: cuando es bajo producen braditelia y cuando es alto taquitelia. Las diferencias en el número de eventos cladogenéticos entre el par C y D pueden ser atribuidas a las tasas de especiación propias de cada clado.

El tipo de gráfica que corresponde a C, de acuerdo a la concepción del equilibrio puntuado, es producto de la historia subsecuente a la especiación, que tiende a ser dominada por la estasis morfológica. Los esquemas E y F pueden representar eventos de diversificación morfológica en niveles jerárquicos mayores y las diferencias pueden ser resultado de una tasa de sobrevivencia mayor en linajes con tasas evolutivas relativamente bajas.

Cuadro 2

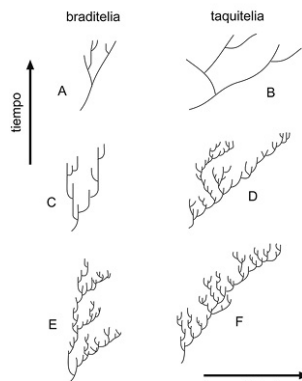
El origen del hombre moderno se enmarca en una historia evolutiva en la que se incluyen diversos géneros y especies de homínidos. Entre ellos han ocurrido varios eventos de divergencia. De acuerdo al registro fósil, conforme cada género o especie aparece en el tiempo lo hace con novedades o variaciones morfológicas: mientras más cercanas al presente son los fósiles que se encuentran, más semejante es su morfología a la del *Homo sapiens*.

En el lado izquierdo se esquematiza el perfil de los cráneos de las especies de homínidos que son aceptados como parte de la línea evolutiva que da origen al hombre moderno (*Homo sapiens*). Los dos cráneos del lado derecho son ejemplos de otras especies de la Familia Hominidae que no forman parte de la línea filética *Ardipithecus ramidus-Homo sapiens*. Las fechas que se señalan para la existencia de cada especie denotan que varias de ellas fueron el resultado de procesos de especiación y no producto de la transformación gradual de una especie en otra. Toda esta información puede ser utilizada para analizar diversos mecanismos y procesos evolutivos; por ejemplo, es posible medir la velocidad evolutiva cuantificando el número de géneros o de especies que se originan por unidad de tiempo (tasa de aparición); estableciendo la relación entre las tasas de aparición y las tasa de extinción (tasas de renovación); estimando el tiempo en que una especie evoluciona hacia su sucesora (tasa tempofilética); o midiendo el cambio morfológico de una o una serie de caracteres a través del tiempo. En el mismo ejemplo es posible analizar cuáles fueron las tendencias evolutivas que se dieron en la morfología del cráneo, como el aumento de la capacidad craneal, el aumento en la proporción del tamaño de la región frontal, el cambio en la forma y en el tamaño proporcional de la mandíbula o la reducción en el tamaño de los caninos (Tomado de Sour-Tovar y Quiroz-Barroso, 2010).



Se denominan tendencias evolutivas a aquellos cambios morfológicos con una dirección aparente o real que se producen a lo largo de la evolución de un linaje; también se hace referencia a las tendencias evolutivas cuando se observa que los patrones evolutivos o los cambios específicos de ciertos grupos taxonómicos tienen un sesgo unidireccional. Ejemplo de esto es cuando se dice que hay una tendencia de los seres vivos hacia el incremento de su diversidad y área de distribución, o cuando se aplica la idea de que los seres vivos evolucionan alcanzando progresivamente grados más altos de complejidad en su organización.

Figura 2. Representación de seis casos diferentes en los que el predominio de tasas braditéticas ó taquitéticas pueden ser resultado de diversos factores que actúan en diferentes niveles: A y B, la tasa de transformación intraespecífica debido a una estabilidad extrema del habitat o a niveles de variabilidad morfológica o genética inusualmente bajos; C y D, la tasa de especiación (cladogénesis), en las que de acuerdo al concepto de equilibrio puntuado la historia subsecuente de las especies tiende a ser dominada por la estasis morfológica; E y F, un nivel aún mayor en la jerarquía genealógica como resultado de sobrevivencia diferencial de grupos basales y derivados dentro de un clado (Eldredge y Stanley, 1984; Fisher, 1990).



A diferencia de las tasas de evolución, es posible observar las tendencias y estudiar, con ciertas limitaciones, a través de fragmentos del registro fósil de un linaje, y en la mayoría de los casos, su interpretación ha tenido como objetivo determinar cuáles son las causas o factores que determinan la direccionalidad del cambio; generalmente las explicaciones que se han dado para determinadas tendencias postulan que la acción de la selección natural es la que dirige el cambio morfológico a través del tiempo en un esquema equivalente al modelo de valles y picos adaptativos, en donde el resultado es un diseño más eficiente y funcional de los rasgos o estructuras morfológicas; todas las tendencias explicadas con este esquema son llamadas adaptativas. Sin embargo, se han descrito excepciones en donde el resultado de una tendencia son morfologías que no responden a una mejor adaptación de los organismos a su medio o a hacia algún factor biótico particular. Incluso hay

ejemplos en los que el resultado de una tendencia son rasgos desventajosos en la adecuación de un grupo orgánico. En estos casos se han postulado explicaciones que recurren a procesos que excluyen la influencia de la selección natural y las tendencias observadas son llamadas no adaptativas. Entre los modelos más citados para explicar las tendencias evolutivas no adaptativas se encuentran los que recurren a la alometría y a la heterocronía. Otros modelos no adaptativos, poco aceptados en el presente, se relacionan con ideas lamarckistas, con la existencia de macromutaciones o con el proceso llamado ortogénesis.

Modelos adaptativos

Como se mencionó anteriormente, estos modelos consideran que las tendencias evolutivas son producto del seguimiento que hacen las especies al cambio ambiental a través del tiempo. En el proceso, la selección natural juega un papel fundamental ya que señala las rutas evolutivas, modela a las especies de acuerdo a las condiciones ambientales y mejora constantemente la adaptación de las mismas a su medio. Uno de los ejemplos más ilustrativos es el registro fósil de la evolución de los équidos, que nos permite visualizar las tendencias de cambio morfológico de este grupo a lo largo de la era Cenozoica. Esta historia la conforma una serie de géneros de perisodáctilos que se han reconocido principalmente en localidades de Norteamérica, que abarcan desde el Eoceno hasta el Pleistoceno, un lapso de tiempo de cerca de 50 millones de años. Como parte de los géneros que forman el linaje que da origen al caballo moderno se han propuesto a *Hyracotherium* o *Eohippus* (Eoceno temprano) *Mesohippus* (Eoceno tardío) *Merychippus* (Mioceno medio) *Pliohippus* (Mioceno tardío) y *Equus* (Pleistoceno). La evolución de estos taxa se acompañó de un cambio ambiental muy marcado en Norteamérica, en el que se redujeron los ambientes boscosos ampliamente extendidos durante el Eoceno y se expandieron las estepas o praderas dominantes desde el Plioceno hasta la actualidad. En este esquema, la evolución del linaje del caballo se caracteriza por diversas tendencias evolutivas que en su conjunto responden al seguimiento del cambio ambiental. En primer lugar, el alargamiento de las extremidades, principalmente de los elementos distales, y la reducción en el número de dedos se pueden interpretar como características seleccionadas favorablemente, pues representan adaptaciones a una mayor capacidad para desplazarse sobre suelos esteparios. *Hyracotherium*, con su tamaño pequeño, patas cortas y cuatro dedos en sus extremidades se movía sobre los suelos lodosos de ambientes cubiertos por vegetación de hojas blandas; por el contrario, los individuos *Pliohippus* y *Equus*, de mucho mayor tamaño,

extremidades largas y un solo dedo en cada pata, pudieron desplazarse sobre terrenos llanos y duros con mayor velocidad. Otra tendencia que se observa en este linaje es el desarrollo de molares y en general de toda la dentadura, con una mayor altitud y complejidad en su corona; estas modificaciones se explican como una adaptación hacia el cambio de alimentación: la de las poblaciones de *Hyracotherium* se basó en vegetales de hojas o frutos blandos; por el contrario, la de sus descendientes se basa en gramíneas cuyos tallos, hojas y semillas tiene un contenido alto de sílice que provoca un gran desgaste de las piezas dentales. No obstante que estos géneros no se sucedieron directamente uno tras otro en el tiempo, ya que solo son parte de las principales ramas del complejo árbol filogenético del grupo, los cambios morfológicos que se observan a través de la historia del linaje del caballo representan tendencias muy claras directamente relacionadas con la adaptación a su ambiente, este es el ejemplo más utilizado cuando se describen tendencias evolutivas, pero existen muchos otros ejemplos que han sido descritos en plantas y animales, que se han podido explicar como producto de la selección natural. El cuadro 2 ilustra, entre otros procesos evolutivos, las tendencias de cambio morfológico que se observan en los cráneos de homínidos que forman parte del linaje del hombre moderno; entre ellas, el aumento en la capacidad craneal y en la proporción del tamaño de la región frontal que están ligados al desarrollo de un comportamiento más complejo, así como el cambio en la forma y en el tamaño proporcional de la mandíbula, que junto con la reducción en el tamaño de los caninos son rasgos implicados en cambios en el tipo de alimentación.

Modelos no adaptativos

Alometría. En la mayoría de organismos existen patrones ontogenéticos que implican diferentes velocidades de desarrollo para cada parte o estructura de los individuos. Este proceso es conocido como alometría y está determinado genéticamente, en algunos casos, la relación entre las tasas de desarrollo de dos o más estructuras puede ser directamente proporcional, mientras que en otros casos no. Esto implica que es posible que una o varias mutaciones genéticas alteren radicalmente el patrón de desarrollo ontogenético y con ello que los componentes de un organismo mantengan o no sus proporciones morfológicas. En este último caso también implica que las tendencias de cambio morfológico que se observan durante la historia evolutiva de un linaje, presenten cuadros en donde una estructura evoluciona de forma aparentemente independiente al resto del organismo. Por ejemplo, durante la evolución de los arcosaurios, la línea evolutiva que da origen a *Tyrannosaurus rex* presenta una tendencia hacia un mayor tamaño corporal acompañada de

una aparente tendencia hacia la reducción progresiva en el tamaño de las extremidades anteriores; la conjugación de esas dos tendencias dan como resultado que en *T. rex* las manos sean de un tamaño excesivamente pequeño en proporción al resto del cuerpo. Si se desconociera la alometría, no se encontraría una explicación lógica en que la morfología total del tiranosaurio fuese funcional y por lo tanto producto de la selección natural.

La figura 3 corresponde a una fotografía de un esqueleto de *Megaloceras giganteus*, cérvido que llegó a tener una alzada de poco más de dos metros y una cornamenta con más de 3.5 metros de envergadura. En particular, el tamaño de esta cornamenta y el peso (llegó a ser de más de 40 kilogramos) son los que han llamado la atención y su desarrollo ha sido explicado por medio de la selección sexual tratando de postular una función adaptativa al rasgo. Otra explicación se encuentra en las relaciones alométricas que se presentan en todos los ciervos, que establecen que el tamaño de las astas es directamente proporcional al tamaño corporal. Teniendo en cuenta esta relación, se considera que la morfología de *Megaloceras* fue fruto principalmente de una selección positiva de la tendencia hacia una mayor masa corporal, rasgo ventajoso en ambientes fríos, como lo fueron las grandes estepas del norte de Eurasia, que el también llamado “alce irlandés” ocupó durante el Pleistoceno; en este modelo la tendencia hacia una cornamenta de gran tamaño es producto de la relación alométrica y no de un carácter que se seleccionara en particular por representar una ventaja adaptativa.

Heterocronía. Desde una perspectiva evolutiva, y en un sentido muy amplio, la heterocronía se define como el cambio evolutivo derivado de cambios en las tasas de desarrollo ontogenético: involucra principalmente a dos fenómenos biológicos bien conocidos, la paedomorfosis y la neotenia, en donde la primera es descrita como la fijación de características juveniles en el estado adulto y la segunda como la adquisición de la capacidad reproductiva en formas juveniles. El desarrollo de ambos procesos puede repercutir a diferentes escalas en la evolución de grupos orgánicos: cuando se dan cambios simultáneos en varios rasgos morfológicos (heterocronía global), lo que se observa es una fijación de varios rasgos somáticos juveniles, a la vez que se alcanza el desarrollo temprano y la adquisición de la madurez de gónadas y del sistema reproductivo; esto implica que la neotenia provoca cambios globales en mayor medida. Por el contrario, cuando el cambio afecta un solo carácter (heterocronía localizada), los cambios evolutivos son producto de eventos paedomórficos que se manifiestan en los descendientes con una disociación en el desarrollo ontogenético de alguno de los rasgos morfológicos, lo cual no se observa en sus ancestros.

Aun cuando la heterocronía localizada es mucho más común que la global, ambos procesos pueden manifestarse como una tendencia de cambio morfológico. El registro fósil de un linaje afectado por un proceso de este tipo señalaría una tendencia evolutiva ocurrida en un tiempo muy corto y difícilmente se encontraría una explicación adaptativa para el evento. Un ejemplo de esto se presenta durante la transición permo-triásica, cuando los corales rugosos evolucionaron hacia los corales modernos. El registro fósil indica que durante el Paleozoico los corales rugosos presentaban en su madurez una simetría tetrámera, pero que durante su ontogenia atravesaban por etapas con simetría bilateral, hexámera u octámera. Con esta información se ha postulado que en el inicio del Mesozoico, formas juveniles de corales rugosos con simetrías hexámeras u octámeras alcanzaron la capacidad reproductiva y dieron origen a los corales modernos. En este esquema, el cambio de simetría se ve como una tendencia que se puede explicar por heterocronía, excluyendo la influencia y el papel direccional de la selección natural.

Otros modelos no adaptativos. Como se mencionó previamente, además de recurrir al papel de la alometría y la heterocronía para explicar las tendencias evolutivas unidireccionales y aparentemente sin un sentido adaptativo, se ha recurrido a otras explicaciones relacionadas con ideas lamarckistas, finalistas o esencialistas. Entre este tipo de ideas se encuentra la ortogénesis, proceso que implica la existencia de una propiedad innata en los seres vivos que los hace evolucionar independientemente de las condiciones ambientales. A finales del siglo XIX y principios del XX, la ortogénesis fue utilizada para explicar la existencia de secuencias fósiles en donde la morfología de ciertos grupos sufría cambios en una sola dirección, dando como resultado rasgos sin un sentido adaptativo evidente. El aumento de tamaño como tendencia general en la evolución de los vertebrados, el desarrollo de grandes colmillos en los llamados “felinos dientes de sable” y la evolución de ciervos con enormes cornamentas, como el ya descrito *Megaloceras* (Figura 3), entre otras, fueron tendencias que se explicaron por ortogénesis. Estas ideas, que carecen de un respaldo científico, fueron abandonadas con el desarrollo de la genética moderna.

Figura 3. *Megaloceras* fue un cérvido muy abundante durante el Pleistoceno y sus poblaciones ocuparon grandes extensiones de Eurasia y el extremo norte de África. En la parte inferior-derecha de la imagen se muestra una reconstrucción a menor escala del mismo organismo.



Pautas o patrones evolutivos

La historia de prácticamente todos los linajes se caracteriza por la aparición de rasgos morfológicos que pueden ser exclusivos de un grupo biológico, pero que en muchos casos son repetitivos, presentándose en dos o más grupos con o sin relación filogenética entre sí. Cuando se compara la evolución morfológica entre dos o más grupos, se llega a establecer el desarrollo de las llamadas pautas evolutivas o patrones de evolución; las más sobresalientes son la convergencia, la divergencia, el paralelismo y la diversificación taxonómica o radiación evolutiva. Los patrones de extinción también son considerados patrones evolutivos, pero dado que no implican cambios morfológicos en los grupos implicados, no serán tratados en este capítulo.

Convergencia. Este patrón se define como el desarrollo de morfologías similares en grupos taxonómicos que no comparten un ancestro común. Se puede presentar entre grupos contemporáneos, llamándose convergencia sincrónica, o entre grupos que no han coexistido en el tiempo, denominándose convergencia heterócrona. Las convergencias se explican fácilmente cuando encontramos dos grupos sin parentesco viviendo en el mismo hábitat o en hábitats similares, y cuando notamos que el parecido morfológico es una respuesta adaptativa a las condiciones ambientales. Los peces y mamíferos marinos en el presente, los reptiles marinos y los peces a lo largo del Mesozoico, así como los reptiles voladores del Mesozoico, las aves y los

quirópteros actuales, son ejemplos en donde grupos que no comparten un ancestro directo común han desarrollado una morfología similar. En el cuadro 1 se ilustra la convergencia morfológica que existe entre arqueociátidos, corales y bivalvos rudistas.

Divergencia. Este patrón se define como la diferenciación morfológica a través del tiempo entre dos o más linajes que comparten un ancestro común. El registro fósil es abundante en ejemplos y en todos ellos se ha podido determinar que una forma ancestral, a cualquier nivel taxonómico, se fracciona en dos o más subunidades que se ven expuestas a diferentes condiciones ambientales a través del tiempo, modificando de manera independiente su morfología hasta constituirse como taxa diferentes. La velocidad en que se desarrolla el proceso en cada linaje derivado es muy variable e incluso solo uno de los implicados puede modificarse morfológicamente, mientras el otro permanece sin cambios evidentes. En el momento en que aparecen los amniotas se distinguen los linajes de sinápsidos y diápsidos; en el linaje de los sinápsidos, que incluye a los mamíferos y a sus ancestros (incluidos los reptiles-mamiferoides), se desarrollan tempranamente los rasgos que los caracterizan, tales como el pelo, el tipo de mandíbula, la heterodoncia, el desarrollo de los tres huesos del sistema auditivo y las glándulas mamarias. Las diferencias que sufre el plan estructural de mamíferos hasta alcanzar la diversidad conocida en el presente, se desarrollan a lo largo de 200 millones de años, y cada novedad o variación morfológica está implícita en el proceso de divergencia reptiles sinápsidos-mamíferos y, sucesivamente, en el origen de cada orden, familia, géneros y especies de mamíferos. Un ejemplo de divergencia evolutiva es la historia de los mamíferos marinos, que incluyen a ballenas y delfines, y que junto con ungulados (artiodáctilos y perisodáctilos, sirenios, proboscidios y otros grupos) comparten un ancestro ungulado común a partir del cual han divergido y alcanzado todas las diferencias morfológicas que los caracterizan. La relación filogenética entre estos grupos se ha inferido principalmente por estudios de genética molecular, que entre otros datos señala que los hipopótamos, y con ello los artiodáctilos, son los mamíferos más cercanos a cetáceos. En un proceso que ha tomado cerca de 50 millones de años, es decir el tiempo transcurrido desde inicios del Eoceno hasta el presente, la divergencia entre los grupos emparentados ha dado origen a todas las diferencias morfológicas que podemos encontrar entre dos organismos tan disímiles como son una ballena, un hipopótamo, un camello o un cerdo.

Radiación adaptativa. Este patrón se ha definido como un evento de diversificación biológica que ocurre en un periodo de tiempo relativamente

corto. Puede incluir a los componentes de un grupo o de una serie de grupos de organismos que se diversifican, multiplicando el número de taxa y por ende el número de morfologías que los conforman. Este tipo de patrón ha ocurrido repetidas veces durante diversos momentos geológicos y a lo largo de prácticamente toda la historia de la vida en el Fanerozoico. Su ocurrencia es producto de la conjunción de diversos factores, pero se relaciona principalmente con la aparición de novedades adaptativas dentro de un grupo biológico, o con un ambiente no colonizado previamente o desocupado por un evento de extinción. Ejemplos del primer tipo son la radiación de los peces gnatostomados a partir del desarrollo de las mandíbulas con las que adquirieron la capacidad depredatoria, diversificándose rápidamente durante el inicio del Silúrico; el surgimiento de la capacidad de vuelo en aves y mamíferos que fue seguida de rápidos eventos de dispersión y colonización de grandes regiones; o el desarrollo de sifones en diversos grupos de invertebrados, principalmente en los moluscos bivalvos, que les permitió radiar hacia las capas internas del sustrato de los fondos marinos.

Todas las radiaciones que caracterizan el inicio de cada periodo geológico son ejemplos de la forma en que los seres vivos aprovechan las regiones deshabitadas o poco pobladas. Las extinciones masivas que caracterizan el final del periodo geológico previo, cualquiera que sea la causa, eliminan gran parte de la diversidad existente. Una vez que se estabilizan las condiciones ambientales, los remanentes de la diversidad aumentan el tamaño de sus poblaciones, extienden su área de distribución y experimentan nuevas morfologías que les permiten ocupar nichos y ambientes desocupados; algunos de estos cambios pueden representar convergencias heterócronas con grupos desaparecidos. En cualquier caso, la extensión de este proceso se limita por los tres factores que componen el triángulo de Seilacher.

Las radiaciones adaptativas han sido, generalmente, producto de la conjugación de nuevas morfologías adaptativas y de ambientes desocupados. Algunos ejemplos de grandes radiaciones son:

- La llamada Explosión Cámbrica, durante la cual se desarrolló la diferenciación tisular que otorga mayor movilidad a los seres vivos, la aparición de partes esqueléticas que brindan protección y soporte, el desarrollo de órganos sensoriales y otras novedades adaptativas que les permitió a los animales ocupar todas las regiones marinas que estaban prácticamente libres de cualquier tipo de vida en ese tiempo.
- La rápida colonización del medio terrestre por las plantas durante la transición del Silúrico al Devónico fue propiciada por el desarrollo de

un sistema vascular, de estructuras de fijación, de soporte y de protección contra la desecación y los rayos ultravioleta, así como por la evolución de un sistema reproductivo adecuado. Antes de este evento, todas las regiones continentales seguramente carecían de vida, pero una vez que las plantas las colonizaron se abrió la oportunidad para los animales: los artrópodos fueron los primeros, seguidos por muchos otros tipos de animales, incluyendo a los anfibios, que fueron los primeros vertebrados de hábitos terrestres, al menos parcialmente.

- Durante el Paleógeno, después de la gran extinción de finales del Pérmico, que eliminó al 96% de las especies que existían en este tiempo, los grupos sobrevivientes, tanto marinos como terrestres, aprovecharon el evento, se diversificaron y radiaron en muy pocos millones de años, ocupando todos los hábitats libres.
- Durante el Paleógeno, después de la extinción de finales del Cretácico, que eliminó a la gran mayoría de los reptiles y otros grupos que existieron durante el Mesozoico, se liberaron todos los nichos continentales que, luego de un breve periodo de estabilización ambiental, fueron ocupados por los mamíferos.

Paralelismo. Este patrón se define como el desarrollo de morfologías similares en linajes que comparten un ancestro común que carece de los rasgos morfológicos derivados. La existencia o desarrollo de este patrón es relativamente difícil de establecer en el registro fósil, dado que para ello es necesario contar con secuencias muy completas y con la certeza de que dos linajes derivan de un mismo ancestro. Debido a que es posible encontrar registros fósiles de dos o más linajes con rasgos convergentes y no poder dilucidar si son o no derivados de un mismo ancestro, existe la posibilidad de que muchos casos que se han interpretado como convergencias puedan ser realmente producto de eventos de evolución paralela. Estudios de anatomía comparada se han enfrentado a este problema y en algunos casos los resultados permiten establecer si las variaciones morfológicas se dan en estructuras análogas u homólogas. Esta información retroalimenta el análisis evolutivo y permite establecer relaciones de parentesco cuando se encuentran homologías y por lo tanto paralelismo, o de independencia filogenética cuando se establece la convergencia entre estructuras análogas.

Conclusiones

Considerando a la adaptación como el resultado principal de la evolución orgánica, el análisis del cambio en la morfología en los seres vivos a través del tiempo se enfoca a establecer qué factores de tipo filogenético, funcional o estructural son los determinantes en el tipo de cambio, en la velocidad y en la dirección que caracteriza la evolución de linajes y de clados, ya sean independientes o relacionados filogenéticamente. Los análisis sobre el papel de cada factor permiten visualizar los límites en la variabilidad de los planes estructurales de los seres vivos y, en consecuencia, cuál es su capacidad de seguir el cambio ambiental a través del tiempo o ampliar su distribución espacial. A partir de esta información es posible deducir qué grupos son más propensos a sufrir extinciones y cuáles son más exitosos para sobrevivir a lo largo del tiempo geológico y multiplicarse durante los eventos de radiación adaptativa. Desde el punto de vista teórico, el estudio de la evolución de la morfología también revela y explica por qué algunos caracteres de los seres vivos evolucionan libres de la influencia de la selección natural, con lo cual se establece la influencia de procesos como el de la heterocronía o la alometría.

Agradecimientos

Los dibujos de los cráneos que ilustran la evolución de homínidos fueron elaborados por Talía Mendoza Pachuca, a excepción del correspondiente a *Ardipithecus ramidus* que fue realizado por Oscar Hernández Monzón; los autores agradecen a ambos su colaboración.

Referencias

- Benton, M. J., and Ayala, F. J. 2003. Dating the tree of life. *Science* 300: 1698–1700.
- Benton, M. J. and Donoghue, P. C. J. 2007. Paleontological evidence to date the Tree of Life. *Molecular Biology & Evolution* 24: 26-53.
- Donoghue, P. C. J., and M. J. Benton. 2007. Rocks and clocks: calibrating the Tree of Life using fossils and molecules. *Trends in Ecology and Evolution* 22(8): 424-431.
- Eldredge, N. 1979. Alternative approaches to evolutionary theory. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 13, 7-9.
- Eldredge, N., and Gould, S. J. 1972. Punctuated equilibrium: an alternative to phyletic gradualism. Pp. 82–115. In T. J. M. Schopf, ed. *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper, San Francisco.
- Eldredge, N., and Stanley, S. M. (eds). 1984. *Living fossils*. Springer-Verlag, New York, 291 pp.
- Fisher, D. C. 1990. Rates of Evolution-Living Fossils, p. 152-159. In Briggs, D. G., and Crowther, P. R. *Palaeobiology: A Synthesis*, Blackwell Scientific Publications.
- Foot, M., and Miller, A. I. 2007. *Principles of Paleontology*, Freeman and Company, New York, 3 ed., 354 p.
- Forest, F. 2009. Calibrating the Tree of Life: fossils, molecules and evolutionary timescales. *Annals of Botany* 104:789-794.
- Gingerich, P.D. 1993. Quantification and comparison of evolutionary rates. *American Journal of Science*, 293A: 453-478.
- Haldane, J. B. S. 1949. Suggestions as to quantitative measurement of rates of evolution. *Evolution* 3, 51-56.
- Magallón S. A. 2004. Dating lineages: molecular and paleontological approaches to the temporal framework of clades. *International Journal of Plant Sciences* 165:S7–S21.
- Márquez, L. y Trifonova, E. 2000. Tasas evolutivas de algunos subórdenes de foraminíferos triásicos del área occidental del Tethys. *Revista Española de Micropaleontología* 32, 1-19.
- Raup, D. M. 1978. Cohort analysis of generic survivorship. *Paleobiology* 4 (1), 1-15.
- Raup, D. M., and Marshall, L. G. 1980. Variation between groups in evolutionary rates: a statistical test of significance. *Paleobiology* 6, 9-23.
- Rutschmann, F. 2006. Molecular dating of phylogenetic trees: a brief review of current methods that estimate divergence times. *Diversity and Distributions*

12: 35–48.

- Seilacher, A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia* 3:393-396.
- Seilacher, A. 1991. Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution. In N. Schmidt-Kittler and K. Vogels (eds). *Constructional Morphology and Evolution*. Springer-Verlag, Berlin, p. 251-271.
- Simpson, G. G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press; New York, 237 pp.
- Simpson, G. G. 1953. *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press, New York, 434 pp.
- Simpson, G. G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York, 247 pp.
- Sour-Tovar, F. y S. A. Quiroz-Barroso. 2010. Registro fósil y evolución de homínidos. *Revista Ciencias*, v. 97, p. 58-71.
- Stanley, S. M. 1985. Rates of evolution. *Paleobiology* 11, 13-26.
- Zuckerkandl, E. and Pauling, L. B. 1962. "Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity". In Kasha, M. and Pullman, B (editors). *Horizons in Biochemistry*. Academic Press, New York. pp. 189–225.

LA EVOLUCIÓN BIOLÓGICA Y EL DESARROLLO

Álvaro Chaos³²

Cachivaches

En la litografía *La casa de las escaleras*, del artista neerlandés Mauricio Escher, se aprecian unos animalillos alargados con dos ojos saltones que caminan por la obra con un estilo característico y curioso, hasta podría decirse que juguetón. Ellos son los cachivaches, palabra acrobática también. Los cachivaches caminan y ruedan por las escaleras; mientras unos suben, otros bajan, se enrollan y desenrollan, van evolucionando en su trajín. Los cachivaches son muy versátiles porque no sólo hacen evoluciones al igual que las danzarinas, sino que también evolucionan a la par. Por otro lado, la evolución biológica de estas criaturas se desconoce en primera instancia, porque fuera de Escher nadie ha visto ni capturado alguno.

A primera vista podría parecer inexacto el juego de palabras sobre la actividad de los cachivaches, porque el desarrollo y la evolución de un ser no son la misma cosa a los ojos de cualquier biólogo de principios del siglo XXI. Sin embargo no es impreciso, la palabra “evolución” es anterior al concepto de evolución biológica, como se denomina al cambio de las poblaciones a través de sus generaciones y, además, como ente mutable, el idioma español también cambia o evoluciona. De esta forma la palabra adquiere varias acepciones.³³

El escenario de escaleras y cachivaches nos remite al significado original de la palabra evolución, es decir, desarrollo. En el título de este capítulo se esconde un problema central irresoluto. En esencia, representa dos corrientes de pensamiento en la biología que por avatares diversos han quedado divorciadas provocando enfrentamientos claros, sobre todo a partir de la génesis y del establecimiento de la teoría de la evolución, conocida como la síntesis moderna. Dada la rivalidad actual, el capítulo bien se podría haber titulado *Evolución vs desarrollo*. En este texto se mostrará, de manera sucinta, el panorama histórico y la situación actual de esta disputa profunda en la ciencia de la biología.

El homúnculo

Antes de descubrir que las especies son entidades mutables, se utilizaba el término evolución para denotar los cambios que tenía el individuo desde que era un cigoto hasta que se convertía en un organismo adulto desarrollado. El preformismo, teoría

muy antigua, aseguraba que el desarrollo partía de un embrión ya formado previamente, es decir, el cigoto no era más que un organismo en miniatura, igual al adulto, y que sólo esperaba las condiciones idóneas de un ambiente adecuado para desarrollarse (Gould 1977). En el caso humano, este pequeño hombrecito, conocido como el homúnculo, crecería como un pan que se calienta y se esponja en el horno del seno materno. A principios del siglo XVII el preformismo dominaba la escena del desarrollo. Al parecer parte de su éxito radicaba en la experiencia de la física con el cálculo integral. Si el mundo era divisible hasta el infinito, la materia biológica, como parte del mundo físico y supeditada a sus reglas, lo era también; por lo tanto, la existencia de estructuras orgánicas infinitamente pequeñas era plausible. Fuera de este campo ontológico, el preformismo también encontró evidencias a su favor gracias al avance técnico. Poco después de 1600 se inventó el microscopio³⁴, aparato gracias al cual fue posible escudriñar el mundo de lo pequeño, en el que el biológico es el más fascinante: ¡En una gota de agua había grandes manadas de criaturas! Al apuntar las lentes sobre los espermatozoides se descubrió, o al menos así se interpretó, a un ser encapsulado (Figura 1). Este ser u homúnculo apoyaba al preformismo. Posteriormente, el preformismo se dividió en dos corrientes, el animaliculismo, que apoyaba que el homúnculo se encontraba en el esperma, y el ovismo que decía que se encontraba en el óvulo (Gould 1977).

La discusión importante que se generó dentro de los preformistas surgió por explicar a los monstruos. Si Dios había creado a todos los individuos, y dentro de ellos a los que posteriormente se convertirán en adultos, ¿cómo era que surgían las aberraciones?, ¿acaso los monstruos estaban ya programados para existir por razones divinas? Para Melabranche, a diferencia de otros como Paré que aseguraba mediante una clasificación detallada acerca de las monstruosidades, que estas respondían a la ira de Dios, los monstruos no eran creaciones divinas, sino simples errores durante la gestación (Papavero *et al.*, 2001a). El dilema nunca se resolvió; lo importante aquí es que los monstruos son un elemento importante para poner a prueba las teorías sobre evolución y desarrollo.

Por otro lado, estaba la postura rival, el epigenismo, que afirmaba que el cigoto no era un ser en miniatura, sino una masa gelatinosa sin organización alguna. Los trabajos de C. Wolff, C. Pander, en aves, y de Von Baer, en los cuales se demostró que no existía tal ser minúsculo listo para «hornearse», fueron determinantes en el triunfo de la epigenesis (Papavero *et al.*, 2001b, Schmitt 2006).

Figura 1. El homúnculo encapsulado dentro de un espermatozoide.



Dos visiones: interna y externa

Con la epigénesis victoriosa entran en escena las primeras teorías sobre la transformación de las especies³⁵. Primero J. B. Lamarck, en *Philosophie zoologique* (1809) (*Filosofía zoológica*), posteriormente A. Wallace³⁶ en *On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type* (1858) (*Sobre la tendencia de las variedades a diferenciarse indefinidamente del tipo original*) y C. Darwin con su obra *On the origin of species* (1859) (*Sobre el origen de las especies*), propusieron varios mecanismos por los cuales una población se convierte en otra acumulando cambios a lo largo de las generaciones. Si bien la propuesta de Darwin contemplaba varias ideas lamarquianas fundamentales, como el uso y desuso de los caracteres y la herencia de los caracteres adquiridos, incorporaba un proceso novedoso descubierto por Wallace y por él: la selección natural.

La tradición en el estudio del desarrollo estaba inherentemente ligada a ver a los organismos como entidades sujetas a fuerzas internas de orden. En el proceso del desarrollo de un organismo se observa que las diferentes fases del mismo se van sucediendo de acuerdo a interacciones entre diversas sustancias, tejidos y formas que surgen de acuerdo a un plan determinado. Llamaremos a esto la visión interna de la vida. Esta secuencia de eventos que se va dando durante el desarrollo de un organismo finaliza de forma general cuando se llega a la fase adulta. Como es de esperarse, su duración dependerá del lapso de maduración del organismo en cuestión, pero no es un proceso largo en términos históricos, por lo cual se deben buscar sus causas en procesos no muy lejanos. El desarrollo, entonces, se basa en el estudio de estas causas próximas o, como se les podría llamar, las peracausas.³⁷

La visión darwiniana³⁸ desliga a las criaturas de un orden divino preconcebido y estático. Por medio de la selección natural se explica la adaptación de las criaturas sin recurrir a disposiciones previas de diseño, como argumentaba la teología natural, e imprimía un carácter histórico a las formas biológicas. Esta fuerza descubierta por Darwin y Wallace imponía un planteamiento distinto. Los organismos se ven como formas acabadas constituyendo agregados que se

exponen a la fuerza de la selección natural en un proceso preponderantemente adaptativo. Esta visión se denominará como la visión externa de la vida. La selección natural causa la adaptación que en esencia, por muy rápida que sea, se trata de un proceso de tiempos históricos mucho más largos que los tiempos del desarrollo. Sus causas deben de ser más lejanas. La evolución se basa entonces en el estudio de estas causas lejanas, las telecausas³⁹.

Como sumario, cada visión persigue causas diferentes, lo cual no significa que estén desconectadas en la realidad, algo que de gradualmente se olvidó, como veremos más adelante⁴⁰. Una de ellas se enfoca en el estudio de la organización, más precisamente de la auto-organización; la otra en el de la transformación, hoy mejor conocida como la evolución.

El carácter histórico, funcionalista en esencia, no fue bien acogido en la tradición con una visión interna, principalmente en el quehacer de los morfólogos. Soren Lovtrup (1987) propone una división que parece adecuada para entender el descontento de este grupo de investigadores. Lovtrup aborda a la teoría evolutiva darwinista identificando cuatro teorías que la componen: en primera instancia está la teoría sobre la realidad de la evolución, en la cual se trata a la evolución como un fenómeno real, un hecho. La segunda se refiere a la teoría sobre la historia de la evolución, que, en esencia, es la postulación del árbol filogenético último. La tercera, la esencial para entender la disputa, es aquella sobre el mecanismo de evolución. Inteligentemente Lovtrup la separa en dos: la teoría sobre el origen de la novedad y la teoría sobre la permanencia de la novedad. Si bien quedaba claro cómo las novedades podían permanecer gracias a la selección natural, en contraste no se decía nada sobre el origen de ellas.

Los morfólogos estaban inmersos en descubrir la organización interna de la vida, se centraban en descubrir las razones de los diseños básicos o prototipos. A pesar de que en la naturaleza existen millones de especies⁴¹, éstas se guían por sólo unas cuantas recetas o instructivos generales diferentes. Por ejemplo, el grupo de los insectos es el más numeroso de todos⁴²; sin embargo, cada uno tiene y parte del mismo prototipo insectil, el cual se modifica para dar así la multiplicidad de formas del grupo. De acuerdo con este punto de vista, la vida no es tan diversa. Los millones de animales del planeta se basan tan sólo en 35 prototipos o planes básicos de diseño creados durante el Cámbrico, en lo que se ha llamado la explosión del Cámbrico (Gould 1991a). En este marco, la selección natural, la lucha por la existencia y la adaptación no explican los procesos del desarrollo.

E. Haeckel trató de integrar los fundamentos del darwinismo con las evidencias de los trabajos experimentales en la embriología y sus teorías como la recapitulación. Se valió de algunas ideas como las de Fritz Müller basadas en experimentos con crustáceos (Sholtz 2003). Según Müller, los descendientes pasarían a través de los estadios de desarrollo de sus antepasados y podrían añadir nuevos al final de la secuencia. Haeckel interpretó eso como el único mecanismo

por el cual la recapitulación podría darse, las larvas eran fugaces y los adultos duraban lo suficiente para que las adaptaciones se fijaran según sus hábitos, esta era su famosa «ley biogenética». Aun cuando, tanto los morfólogos como Haeckel pensaban que el desarrollo y la evolución eran dos componentes de un mismo proceso, los primeros se inclinaban a pensar que la evolución era el reflejo de las propiedades autoorganizadoras del organismo, mientras que los segundos creían lo contrario, de allí la frase «la ontogenia recapitula la filogenia».

La baraja de chicharos

A principios del siglo XX sucedió un evento que marcaría a la biología profundamente. Se redescubrieron los trabajos, sobre la herencia, del monje agustino G. Mendel. Uno de los puntos más débiles de la teoría darwiniana era precisamente el de la herencia; hay que recordar que Darwin apoyaba la herencia mezclada, la cual, en esencia, implica que las características se unen de la misma manera que lo hacen dos disoluciones, como sucede en el café con leche. Ocho años después de la publicación de *Sobre el origen de las especies*, Fleeming Jeremy comprobó matemáticamente que no era posible que la selección natural funcionase con tal tipo de material hereditario (Depew y Weber 1995). Los genes mendelianos entraban en acción y proveían la base genética que apuntalaba la teoría darwiniana. La herencia consistía de unidades discretas que mantenían su individualidad a pesar de combinarse con otros elementos de la misma naturaleza, eran más bien una mezcla de cartas de una baraja que una de líquidos. Se disponía ya de una teoría y de evidencia coherente para explicar la herencia. Inesperadamente, en un principio, la genética mendeliana no sirvió de apoyo al darwinismo, al contrario, rivalizó con dos de sus postulados más importantes: la selección natural y la evolución gradual (Ridley 1996). Esta corriente opuesta, cuyos adeptos eran conocidos como mendelistas o mutacionistas, pensaba que la evolución se daba a saltos y que las mutaciones por sí solas eran la fuente de la especiación. Esa época, llamada el «ocaso del darwinismo» por Julian Huxley (Bowler 1982), se caracterizó por la división clara de ideas y de programas científicos. En la década de 1940 a 1949 se logró realizar una gran síntesis entre varias de estas corrientes antagónicas. Para ello fue importante la integración de la genética mendeliana con los principios de la selección natural. Para Mayr (1980), la conferencia de Princeton (1947) puede considerarse como el hito fundacional de la síntesis moderna⁴³. Como consecuencia de ella, la ley biogenética se desacreditó y se produjo un rompimiento conceptual entre los biólogos del desarrollo y los evolucionistas debido al paradigma nuevo, en el que la evolución, la visión externa, domina en la teoría. La frase famosa de T. Dobzhansky (1973) «Nothing in biology makes sense except in the light of evolution (En la biología nada tiene sentido si no es a la luz de la evolución)», muestra que para dicha teoría todos los procesos biológicos tienen una causa última, por lo tanto, la teoría se centró en explicar las

telecausas olvidando las percausas. La visión externa predominaba sobre la interna.

El establecimiento de la síntesis moderna no impidió que varios investigadores continuaran con sus trabajos, haciendo caso omiso a la nueva teoría o proponiendo críticas fuertes. Uno de ellos fue R. Goldschmidt junto con su *monstruo esperanzado*. Él estaba en desacuerdo con la idea de la evolución gradual y que la micro evolución mantenida por largos períodos de tiempo generará macro evolución⁴⁴, es decir, especiación.

...the change from species to species is not a change involving more and more additional atomistic changes, but a complete change of the primary pattern or reaction system into a new one, which afterwards may again produce intraspecific variation by micromutation. (Goldschmidt 1940).

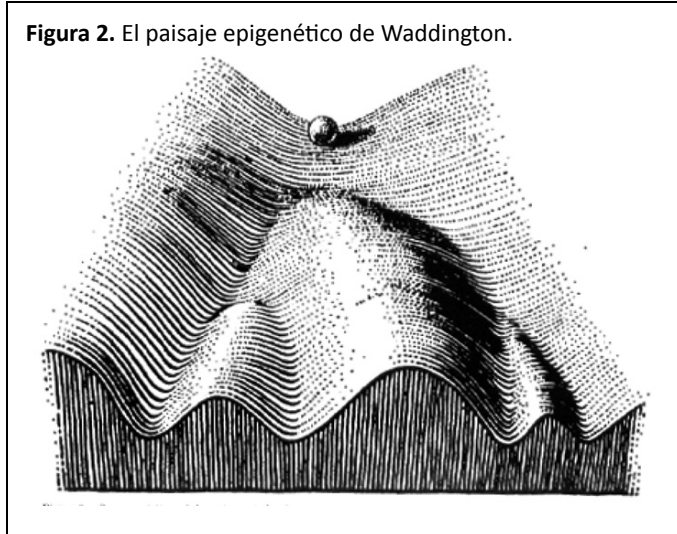
...el cambio de una a otra no es un cambio que involucra la acumulación adicional de cambios atomísticos, sino un cambio completo de la forma primaria o del sistema de reacción en uno nuevo, el cual, posteriormente, podrá producir variaciones dentro de la especie por micro mutaciones.

El cambio que provoca el surgimiento de especies nuevas estaba relacionado con reordenamientos cromosómicos o cambios en genes reguladores del desarrollo. La evolución no iba de la mano de la selección natural y sus productos eran organismos producidos por otras razones, sin gradualidad y a saltos; esos organismos eran sus monstruos esperanzados, que eran «monstruos» por ser organismos originados en forma discontinua a partir de su población antecesora, y «esperanzados» porque apostaban a vivir con características surgidas *de novo*, sin indicios previos de su utilidad, es decir, de adaptación.

Otro inconforme fue C. Waddington, aunque, a diferencia de Goldschmidt, creía que se podía reconciliar la selección natural con los procesos y las reglas del desarrollo. Su metáfora del paisaje epigenético (Waddington 1940) (figura 2) ayuda a entender también la idea de Goldschmidt. El concepto radica en imaginar una bolita o canica en la cima de una montaña rugosa, que representa el desarrollo. La bolita comienza su odisea y viaja por el monte; la canica descenderá por una ladera siguiendo las cuencas de la orografía, podrá tolerar impulsos sin que la saquen de la cuenca en la que va viajando, ya que está conducida por la vertiente en la que se encuentra, pero si estos impulsos sobrepasan cierto umbral, representado en el paisaje por la altura de la cresta, o si se producen en los momentos en los que la actividad de un gen es decisiva, simbolizados como la bifurcación entre dos valles, los resultados finales podrán ser inesperadamente diferentes. De manera general, entre más arriba del monte ocurra el cambio de trayectoria, más dramáticos serán los finales. Intuitivamente este modelo explica por qué hay mutaciones que no generan cambios, aun cuando sean copiosas o continuas; sin embargo, hay otro tipo de mutaciones que, siendo muy escasas, pueden producir efectos marcadísimos en el organismo. Por ejemplo, si la bolita desciende por una cuenca

poco profunda, las alteraciones en esta fase tendrán consecuencias más grandes que cuando viaja por cuencas muy profundas, debido a que se necesitará de mayor fuerza para sacar a la bolita de su cuenca entre más profunda sea esta última. De la misma manera, cambios en el momento de transitar exactamente por una bifurcación serán más notorios que aquellos que se no se producen en esos sitios y momentos.

Figura 2. El paisaje epigenético de Waddington.



Los contornos y la profundidad representan probabilidad y el fondo del valle representa equilibrio. El moldeado de estos contornos se debe a la acción de los genes. Los genes que tienen sus efectos en puntos de bifurcación actuarán como masas intrusivas que dirigen el curso del desarrollo hacia un valle del paisaje.

...not as a branching line on a plane but by branching valleys on a surface". The depth and contours of the "geological model represent probability, so that the valley bottom is really a representative of an equilibrium." The molding of these contours would be accomplished by various genes, "and genes like [the *Drosophila* eye pigment gene] vermilion which have their effects at certain branching points are like intrusive masses that can direct the course of the developmental process down a side valley.

...no como una línea ramificada sobre un plano, sino como valles ramificados sobre una superficie. La profundidad y los contornos del *modelo geológico* representan probabilidad, de manera que el fondo del valle es en realidad la representación de un equilibrio. El modelado de estos contornos será llevado a cabo por varios genes, y genes como el bermellón (el gen del pigmento ocular en *Drosophila*), que tienen sus efectos en ciertas ramificaciones, son como masas intrusivas que pueden dirigir el curso del desarrollo hacia un lado del valle.

El concepto de canalización de Waddington (1941), acuñado por él, se refiere a un sistema de amortiguamiento el cual filtra gran parte de las alteraciones menores haciendo que la canica no salga de su cuenca. Es importante recalcar que está la

posibilidad de que la bolita salga de ella dependiendo del momento en que ocurre la alteración, sobre qué gen actúa y de la magnitud. La canalización implica ciertas restricciones del desarrollo.

Once within a canal, though, it is difficult to get out. Thus, canalisation is not unlike the current notion of “developmental constraints”.

Una vez en un canal es difícil salirse; por lo tanto, la canalización no es diferente de la noción de las *restricciones del desarrollo*.

Si esta metáfora es una buena imagen de la realidad, ¿de dónde se genera el paisaje? Pregunta que escapa a la síntesis moderna por su visión externa y la búsqueda de las telecausas.

No hay duda que la explicación histórica (visión externa y búsqueda de las telecausas) proporcionó una manera nueva de estudiar y entender la vida a la cual debemos avances muy importantes; no obstante, a los ojos de los biólogos del desarrollo, esta visión tomaba un protagonismo excesivo queriendo explicar todo en sus términos cuando, según ellos, había procesos lejos de su alcance. La situación provocó un roce entre los biólogos del desarrollo y los evolucionistas que desembocó en la separación de estos grupos. Los biólogos del desarrollo se negaron a aceptar que el método de investigación filogenética se adueñase de su campo (Hamburger 1980).

La estafeta embrionaria

Las propuestas de Goldschmidt y de Waddington fueron muy novedosas para su época; sin embargo, no tuvieron resonancia debido al enorme desconocimiento de los procesos que estaban implicados en el desarrollo, al igual que el de los genéticos. William Bateson había identificado y descrito, en su libro *Materials for the study of variation* (1894) (*Materiales para el estudio de la variación*), cierto tipo de aberraciones en las cuales una parte o segmento de un animal se transformaba en otro; por ejemplo, donde normalmente un organismo poseía una antena, ahora aparecía una pata. Lo llamó “homeosis”. Goldschmidt conocía el hecho y había demostrado, junto con otros genetistas, que ciertas mutaciones durante el desarrollo de la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) producían homeosis (Raff 1996). Con el descubrimiento de los genes Hox, entre otros, las cosas empezaron a tomar un rumbo diferente.

Los genes del complejo Hox se descubrieron en 1983 (McGinnis *et al.*, 1984) y comprenden un grupo de genes relacionados que están involucrados en la diferenciación del eje antero posterior y en la identidad de los segmentos de los metazoos durante el desarrollo embriológico. Estos genes tienen un dominio de 180 aminoácidos conocido como la homeocaja. Algunos de ellos causan homeosis o mutaciones homeóticas; por ejemplo, en las moscas de la fruta se conocen múltiples tipos de homeosis. Es posible generar moscas con dos pares de alas, cuando las silvestres tienen uno, y moscas con patas en el lugar en donde deberían

tener antenas. Se ha descubierto que grupos de estos genes gobiernan la diferenciación de las estructuras a lo largo del eje longitudinal del huevo.

Estos genes son los responsables de diferenciar las distintas zonas del cigoto en las partes correspondientes del adulto. El cigoto de una mosca de la fruta está dividido en una serie de segmentos muy similares que se convertirán en estructuras adultas especializadas. Los cinco primeros segmentos constituirán lo que será la cabeza del adulto; los tres siguientes formarán el tórax, los ocho siguientes el abdomen y los últimos segmentos del extremo posterior del adulto. A medida que los genes se activan, uno tras otro van determinando la identidad estructural y funcional de cada segmento, es como si se pasasen la estafeta de la diferenciación; un gen se encargará de determinar el segmento segundo del tórax o T2, el cual estará provisto de alas, después entrará en actividad el gen subsiguiente y determinará que el segmento sucesivo, el T3, desarrollará halterios, que son unos balancines involucrados en dar estabilidad en el vuelo. De cierta manera, este gen detendrá que el primer gen siga diferenciando otros segmentos.

Si se muta el segundo gen no habrá quien detenga que el primer gen continúe la diferenciación en alas del segmento T3, por lo que el resultado será una mosca con dos pares de alas y sin halterios⁴⁵. Esta secuencia de eventos de diferenciación comandada por una serie de genes con actividades escalonadas revela que el desarrollo embriológico de un ser consiste en una serie de activaciones jerárquicas que desencadenan una cascada de eventos del desarrollo. Un organismo empieza su desarrollo en el momento en que el cigoto comienza a diferenciarse. A partir de ese momento seguirá una secuencia de pasos en los cuales se irán activando y desactivando conjuntos de genes hasta llegar al final del desarrollo, pero el camino puede alterarse ocasionando que el destino sea otro. En la sección *El oráculo vegetal* se explica con detalle un ejemplo de homeosis en las plantas.

No cabe duda que el descubrimiento de este tipo de genes develó características importantes de los sistemas genéticos; pero no sólo ayudó a entender cómo se relacionan los genes, sino que también se detectó que estas familias están diseminadas ampliamente entre organismos con parentescos muy lejanos. Por ejemplo, los genes Hox se organizan en el eje antero posterior de todos los animales con simetría bilateral (Finerty 2003) y un grupo de los genes Pax dirige la formación de los ojos en los mamíferos, los cefalópodos y los insectos⁴⁶ (Halder et al., 1995).

Una lección de los genes homeóticos es que pueden producir diversidad biológica de manera instantánea con solo mutar un número muy reducido de genes, situación que encaja bien con el paisaje epigenético de Waddington.

Monstruos

Los monstruos son enigmáticos, y lo más extraño es que nos causan morbo. En biología, particularmente en el estudio del desarrollo, no solo han atraído la

atención de los investigadores, sino que además es en ellos donde la naturaleza revela sus maneras de actuar. El estudio de los monstruos se denomina teratología. Como en muchas historias mitológicas sucede, para tener acceso o dominar los secretos grandes, el hombre debe enfrentar primero a criaturas poderosísimas, las cuales normalmente se representan como monstruos. Estos cancerberos custodian tesoros inmensos, y en la biología estas alegorías no podrían ser más reales que cuando estudiamos a los monstruos para entendernos.

A primera vista podría pensarse que los monstruos son caprichos y malformaciones sin ningún valor debido a que son excepciones. No constituyen la regla del desarrollo y, como tales, se estaría estudiando aberraciones originales y extraordinarias, la «ira de Dios», según Paré, quien tenía una clasificación curiosa: según él, los monstruos por exceso se producían por un aporte en demasía de semen y los monstruos a quienes les faltaban partes eran creados por una falta de semen (Papavero *et al.*, 1995). No obstante, se puede plantear el argumento de una forma en que su estudio provea información útil. Veamos estos argumentos. Uno de ellos está relacionado con la manutención de las deformidades, con las monstruosidades que no tienen función, no producen adaptación en el organismo que las porta y lo ponen en situaciones mucho menos adaptadas que las de sus predecesores. De hecho, gran cantidad de malformaciones son letales; de acuerdo con esto, y bajo la lógica adaptacionista, la selección natural debería eliminar estos mutantes tan descalificados. Aun así, la naturaleza continúa produciendo frecuentemente este tipo de formas aberrantes con eficacias que rayan en la nulidad. Por lo tanto, deben existir propiedades exclusivas del desarrollo más allá de la selección natural.

From an externalist perspective, teratologies as non-functional entities are evolutionary dead ends and, as such unworthy of study. I emphasize that I introduce teratologies only as model systems to study the patterning generated by developmental properties (Alberch 1989).

Desde una perspectiva externa, las teratologías sin función son caminos evolutivos cerrados, y como tales no merecen la pena estudiarse. Yo recalco que las utilizo solamente como un modelo para estudiar las formas que se generan según las propiedades del desarrollo.

Como el mismo Alberch hace hincapié, lo interesante de la formación de monstruos reside en que no se crean sin ton ni son, al contrario, los monstruos tienen reglas de transformación generales y se producen siguiendo un orden.

Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, pionero de la teratología, descubrió que las monstruosidades tenían características repetitivas y jerárquicas. Su ejemplo típico se relaciona con las cabezas; la aparición de seres con dos cabezas en la naturaleza es muy común en los vertebrados; sin embargo, encontrar seres con tres cabezas es rarísimo. Lo anterior sugiere que la manera de organizar la estructura ha permanecido sin cambios durante la evolución⁴⁷. Continuando con el razonamiento,

Alberch afirma que no hay razón por la cual se generen más frecuentemente organismos bicéfalos que tricéfalos, cuando los portadores de ambas malformaciones normalmente mueren, y va más allá al señalar que las reglas de construcción del desarrollo determinan, además de lo obvio que es la edificación de cierta estructura y a la larga del organismo, la forma en la cual se podrá modificar durante la filogenia, lo cual significa que la ontogenia determina la filogenia.

Trabajos suyos con otros colaboradores (Alberch y Gale 1985, Shubin y Alberch 1986, Alberch y Gale 1983) han demostrado que estas ideas van por buen camino. Los enfoques e investigaciones son multidisciplinarios porque involucran aproximaciones desde la embriología, la genética, las matemáticas y la computación (Oster *et al.*, 1985 y 1988). Un estudio que integra todo lo anterior es el modelo de la extremidad de las salamandras mexicanas (*Ambystoma mexicanum*) (Alberch 1989). Todas las extremidades de los vertebrados tienen el mismo orden y diseño básico de construcción. Este prototipo se divide en tres secciones, cada una de las cuales se encarga de producir ciertos huesos de la extremidad. La primera sección se llama stylopodium y produce el segmento proximal, ya sea húmero o fémur; la segunda es el zeugopodium, que se encarga del segmento intermedio (radio y ulna o tibia y fibula); y la tercera es el autopodium (carpo, tarso y dedos). ¿Por qué no se ha cambiado el diseño del prototipo?

Estudios posteriores (Shubin y Alberch 1986) han alterado el desarrollo de las extremidades de las salamandras. Los resultados corroboran lo observado hace tiempo y concuerdan con las ideas propuestas anteriormente. Las salamandras monstruosas no son productos desordenados, sino que muestran un orden, y en muchos casos producen extremidades que se observan en los parientes del modelo, como son la salamandra de cuatro dedos (*Hemidactylium scutatum*) y la salamandra de dos dedos (*Proteus anguinus*). No solo se percibe un orden previo al de la selección natural, sino que además puede generar formas adaptadas. Este sistema auto organizado está gobernado por reglas que se han mantenido a lo largo de millones de años en el caso de los vertebrados, y lo que explica su diversidad es más bien el cambio en los parámetros de interacción.

Las playas de la variación

Es algo común decir que la vida es maravillosa, y lo malo de utilizar frases verdaderas hasta gastarlas es que quedan marcadas como ridiculeces o cursilerías. Sin embargo, lo es. A los biólogos no es necesario convencerlos, para los demás queda la recomendación de que vean alguno de los programas televisivos sobre las criaturas de la Tierra. Si no se sorprenden con hechos tales como que las hormigas desarrollaron la agricultura y usaron los antibióticos miles de años antes que nosotros, o que las onzas pueden vencer a un automóvil fórmula uno en el

arranque, su concepto de maravilla seguramente es diferente.

La diversidad de organismos es abrumadora y aun así hay formas inexistentes. Hablando en términos equinos no existe Pegaso, ni los unicornios, ni los centauros. Al parecer hay combinaciones prohibidas. ¿Cuántas de todas las formas posibles han existido o tienen el potencial de hacerlo? Sin duda es una pregunta muy profunda, y para responderla es necesario disponer de una teoría evolutiva bastante desarrollada. Primero sumerjámonos, literalmente, en el mar de las posibilidades.

Hay playas que rebosan de conchas de todos tipos y que despiertan la curiosidad, al menos fugazmente. Una vez asistí a un museo de conchas y me di cuenta de que la variedad que yo conocía era paupérrima comparada a las que se mostraba en ese lugar; había conchas con formas que nunca hubiese imaginado. ¿Habrán conchas imposibles?, es la pregunta obligada. Los escépticos contestarán que sí, los optimistas dirán que no. Si la respuesta es moderada, la pregunta siguiente será ¿qué porcentaje es imposible? Al tratar de responder la pregunta con el formalismo científico surgen las complicaciones. Como primer paso es necesario disponer del manual de construcción de estas estructuras, así se tendrá el catálogo de todos los modelos posibles de conchas. Después se necesitará registrar todas las conchas que han existido y tacharlas del catálogo. Solo habrá dos resultados posibles: que todo el catálogo quede marcado o que ciertos modelos de conchas no hayan existido en la naturaleza, es decir, un resultado equivale a tener el álbum completo y el otro a que esté incompleto. En el primer caso, la selección natural mostrará que su poder de creación es ilimitado; en el segundo se añaden dos componentes, la cantidad de variación y las restricciones. Es posible que la selección natural sea tan poderosa como para explorar todo el morfoespacio; sin embargo, las variaciones de las cuales se nutre no han surgido todavía para poder llenar los huecos. El componente de las restricciones limita la acción de la selección natural supeditándola a unas reglas de orden previo. ¿Cuál es esta otra fuerza?, ¿qué tan poderosa es?, ¿cómo y qué tanto frena a la selección natural? En el debate se puede identificar un extremo que apoya a la selección natural como una fuerza todopoderosa sin restricciones, una postura ultra adaptacionista (Sterelny 2001). El extremo opuesto apoya que la selección natural es una fuerza menor en la conformación de la vida, un director de orquesta, un cortador de diamantes, mas no un compositor o un creador de diamantes en bruto.

Valiéndose de un modelo y de la recopilación de todas las formas de conchas de las que se tiene noticia, D. Raup (1966) formalizó el espacio de las conchas. Descubrió que una concha necesita de tres parámetros, por lo que formuló un modelo matemático con el cual se pueden construir todas las conchas a partir de estas tres medidas⁴⁸. Dado que son tres medidas, el universo de las combinaciones de ellas se puede delimitar con un cubo. Si se escoge una combinación de medidas, se podrá ubicar dentro del cubo y, por consecuencia, todas las combinaciones

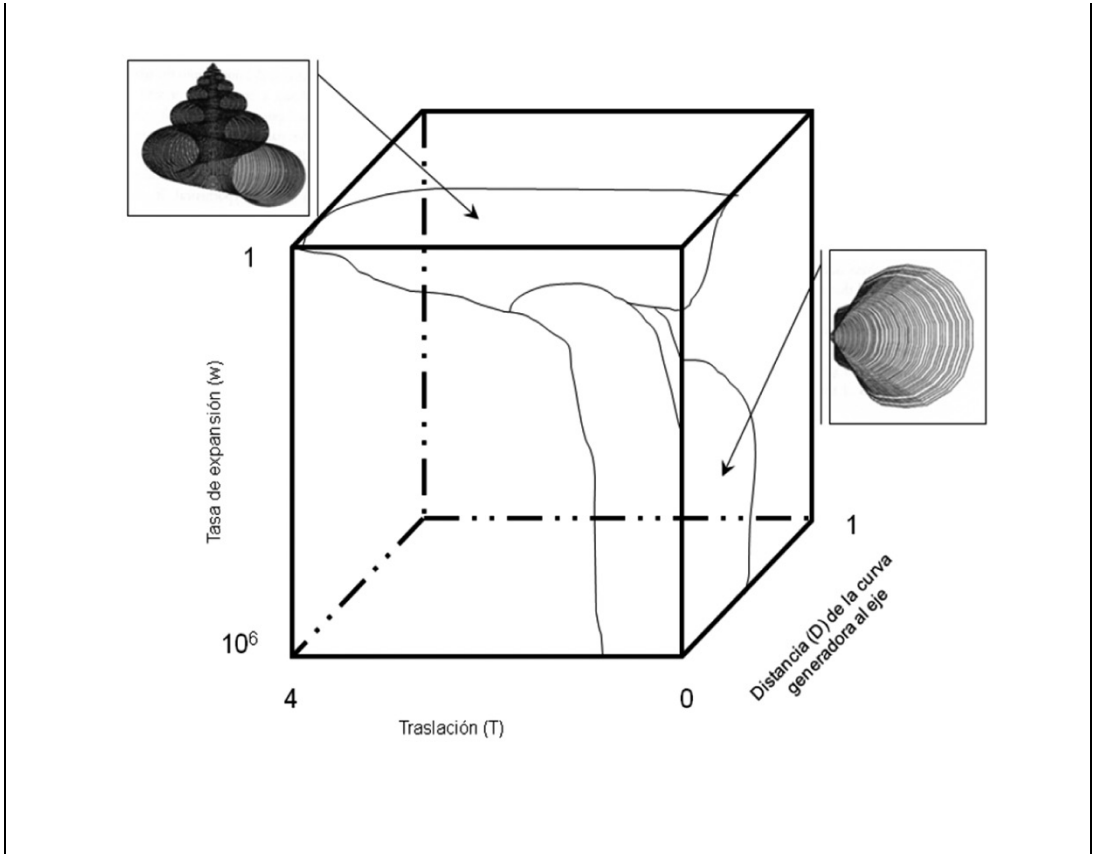
posibles caerán dentro de él. Este conjunto de la totalidad de posibilidades de una estructura, la concha en este caso, se denomina morfoespacio⁴⁹, término propuesto inicialmente por Raup (McGhee 2007). Otros morfoespacios disponibles son el de la forma de las conchas de los foraminíferos (Berger 1969) y el de la forma de la umbela en las medusas (Costello *et al.*, 2008).

En la figura 3 se muestra dónde quedan ubicadas todas las conchas que se conocen, extintas y existentes. Es importante resaltar que la manera en la que se distribuyen dentro del cubo concuerda con su clasificación: los braquiópodos, los cefalópodos, los bivalvos y los gasterópodos (Hall 1994); además, se encuentran en una zona concentrada dentro de él y sin discontinuidades. También llama la atención que la mayor parte del cubo está vacía; ¿qué pasa con estas formas inexistentes?, ¿son imposibles de crear?, ¿la naturaleza no es tan poderosa? La síntesis moderna contesta que sin duda debe haber restricciones en la conformación de una concha que impiden que algunos de los modelos existan. No obstante, también considera que parte de este morfoespacio vacío pudo existir en algún momento, pero que estas conchas no proporcionaban ventajas a sus portadores, por lo que la selección natural las eliminó, o las eliminará en caso de que surjan en un futuro. Otra parte de las conchas inexistentes posibles podría permanecer en caso de que surjan y confirieran ventajas. En resumen, no hay conchas en esa parte del morfoespacio porque algunas de ellas son imposibles de construir, otras no incrementan la eficacia del portador y unas más no han surgido.

Pero ¿qué zonas del morfoespacio corresponden a cada explicación?, o al menos ¿cuál es la magnitud de cada proceso? La síntesis moderna no contesta. Liberando a una característica del yugo de la selección natural se podría sondear qué sucede.

Los experimentos con las salamandras, mencionados con anterioridad, mostraron qué sucede (Shubin y Alberch 1986). Si la selección natural se desactiva, las formas del carácter continúan presentando restricciones, y no puede desenvolverse con libertad dentro del morfoespacio. De hecho no cambia el área ocupada, las formas que aparecen cuando se elimina la selección natural se ubican dentro de los mismos confines que las anteriores; se hace más densa la nube de formas, pero sus límites no varían. Hay otro proceso que causa claramente este orden, cuya influencia es muy grande sobre las formas posibles, una fuerza previa y más poderosa que la selección natural.

Figura 3. El morfoespacio de las conchas de Raup. Cada punto en el cubo representa una combinación de tres parámetros asociada a una forma de concha particular. Se muestra el lugar aproximado de dos conchas.



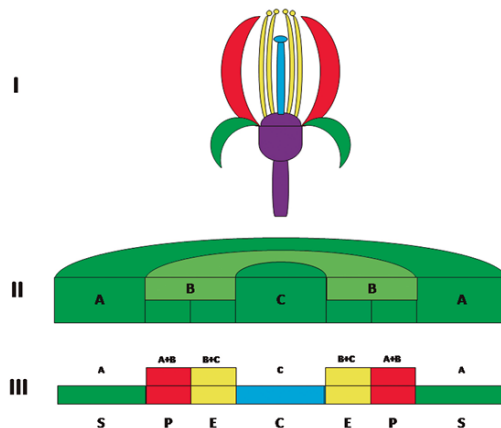
El oráculo vegetal

Anteriormente se habló de monstruos, y los ejemplos utilizados fueron de animales; no obstante, también existen monstruos vegetales. Es posible encontrar homeosis en las plantas. Como ya se mencionó, la homeosis consiste en la aparición de una estructura en un lugar equivocado. Se conocen ejemplos de este tipo en las plantas, entre los cuales los más interesantes son los que involucran a la estructura vegetal sensual por excelencia: la flor. En el caso vegetal, el organismo modelo funge como oráculo de la manera en que lo hace la drosófila o mosca de la fruta en el reino animal, la arabide (*Arabidopsis thaliana* (L) Heynh.).

Se han identificado varios genes que tienen la capacidad de alterar la aparición y disposición de las diferentes partes de la flor. La estructura de una flor, cuyo origen es el meristemo floral, está conformada por cuatro partes o verticilos que se acomodan de manera concéntrica en el tallo. Estas partes son, desde la más externa hasta la más interna, los sépalos, los pétalos, los estambres y los carpelos (figura 4 I). Se pueden producir flores sin alguno de los verticilos mutando ciertos genes, pero no solo se pierden partes florales, sino que surgen otras en lugares equivocados. Basándose en estas evidencias experimentales de los diversos mutantes florales, Cohen y Meyerowitz (1991) propusieron el modelo ABC (figura 4 III), en el que clasificaron a los genes que causaban algún fenotipo extraño en tres

grupos de genes: los A, los B y los C. Según el modelo, la diferenciación tiene lugar de manera concéntrica en el eje del meristemo floral. El anillo más externo se diferencia de acuerdo a los genes A, los que producen sépalos. En la zona siguiente, los genes A siguen manifestándose y además entran en acción los genes B. La acción concertada de ambos tipos de genes origina a los pétalos. Los genes A ya no llegan al tercer anillo, los B sí actúan sobre esta zona y la actividad de los C comienza aquí; de esta interacción entre genes B y C surgen los estambres. La zona concéntrica más interna solo tiene activos a los genes C y se diferencia en carpelos (figura 4 II).

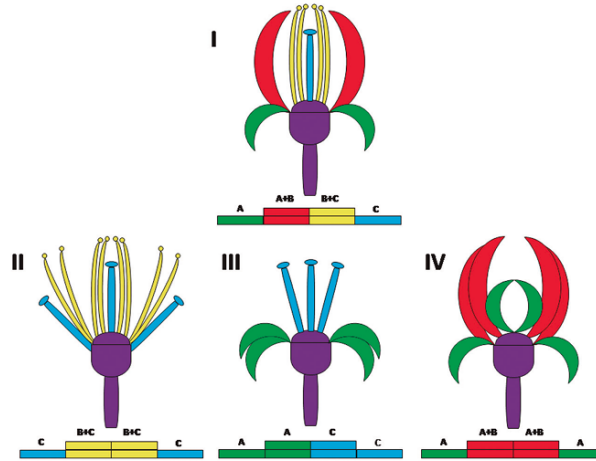
Figura 4. (I) Esquema de una flor mostrando sus cuatro partes: sépalos en verde, pétalos en rojo, estambres en amarillo y carpelos en azul. (II) Diagrama de un corte del eje vegetal en donde se muestra la zona de acción de los grupos de genes A, B y C. (III) Representación del modelo ABC. Donde (s) sépalo, (p) pétalo, (e) estambre y (c) carpelo.



Veamos qué efectos tienen algunas mutaciones en el desarrollo de la flor. Cuando se muta a los genes A, la flor resultante presenta carpelos en el primer verticilo, en lugar de sépalos, y en el segundo verticilo aparecen estambres en lugar de pétalos; el tercero y cuarto verticilos quedan sin cambios (figura 5 II). Al mutar los genes B, la flor que se produce tiene sépalos de manera normal en el primer verticilo, pero el segundo y tercer verticilos se convierten en sépalos en lugar de pétalos y de estambres. El cuarto se desarrolla normalmente como carpelos (figura 5 III). La flor mutante originada por inactivar a los genes C produce sépalos en el primer verticilo y pétalos en el segundo como en la flor silvestre, pero el tercero y cuarto verticilos cambian su identidad a pétalos y a sépalos respectivamente (figura 5 IV). De acuerdo al modelo ABC los genes actúan de manera independiente en ciertas zonas del meristemo y en otras lo hacen concertadamente, como ya se mencionó. El modelo ABC narra cómo a lo largo del eje vegetal las actividades de los genes van diferenciando las diferentes estructuras florales. El modelo ABC presenta un problema serio: la narrativa, que es una descripción de lo que sucede

en la realidad, y respecto del cual no es posible hacer predicciones. De hecho, no es formalmente un modelo debido a que la manera en que recaba la información y la valida es circular.

Figura 5. Flores monstruosas. Esquemas de flores con sus respectivas representaciones del modelo ABC. (I) Flor silvestre. (II) Mutante A. (III) Mutante B. (IV) Mutante C.



Monod y Jacob (1961) propusieron que la diferenciación celular de un organismo debería estar regulada por redes de genes. En alguna forma, y hasta cierto grado, las criaturas están compuestas por módulos genéticos que realizan diferentes tareas. Poco tiempo después, Kauffman (1969) postuló un método formal para modelar los sistemas genéticos desde una perspectiva de redes.

Bajo esta perspectiva se ha explorado la red floral de la *A. thaliana*. Los primeros intentos (Mendoza *et al.*, 2000) cayeron, por otras razones, en el mismo problema que el modelo ABC, la circularidad. Trabajos posteriores incorporaron datos de otros genes que conforman la red, que el modelo ABC no utiliza, e información sobre las interacciones de los genes para construir el modelo de redes genéticas de manera más completa (Espinosa *et al.*, 2004)⁵⁰.

Se partió de la evidencia ya recabada que utilizó el modelo ABC, es decir, de los genes que están involucrados en la formación de las flores de *A. thaliana*. Posteriormente se recurrió a otro tipo de evidencias experimentales. Estudios que se centraban en descubrir con qué otros genes interaccionan los genes ABC. Es posible que alguno de estos genes reciba información de un gen que no pertenezca a ninguno de los tres conjuntos de genes, es decir, que no sea un gen ABC. Si un gen ABC depende de otro que no es ABC para activarse es información vital de la cual no se puede hacer caso omiso a primera vista. De esta forma se descubrió otro tipo de genes que están relacionados con los genes encargados de la diferenciación floral y que el papel que desempeñan no es tan claro según los experimentos de mutantes simples o dobles, debido a las limitaciones de este acercamiento (Deutscher *et al.*, 2008).

Una vez que se ha recabado esta información, los genes y sus interacciones, se dispone de la red de genes que crea flores, lo que se llama topología de la red. Ahora se necesita registrar el comportamiento de los genes, saber qué condiciones de sus vecinos, con los cuales interacciona, causan que se active y cuáles que se inactive. Esta información se obtiene también de experimentos en los que se registran las combinaciones activadoras y represoras para cada uno de los genes de la red. Al conjunto de condiciones se denomina regla lógica del gen.

Reunidos los datos, la topología y las reglas lógicas de cada uno de los genes, se procede a calcular la dinámica del sistema, la cual consiste en determinar el destino final de todas las configuraciones y encontrar aquellas en equilibrio, llamadas sumideros. Un sumidero es una configuración en equilibrio (cuadro 1). Una vez que se llega a él, se permanecerá allí indefinidamente a menos que algo altere el sistema, lo cual puede ser una señal programada o aleatoria.

La red floral de la arábide más actualizada y simplificada (Chaos *et al.*, 2006), consta de 15 genes binarios⁵¹, de los cuales dos son genes A, dos pertenecen a los B y uno es C (figura 6). El número de configuraciones de este sistema es de 2^{15} (32 768)⁵², lo cual quiere decir que, para calcular su dinámica, se debe seguir cada una de ellas hasta su destino final⁵³ o sumidero.

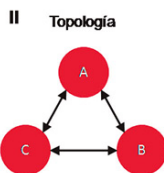
Cuadro 1

Dinámica del sistema de una red binaria

(II) Se tiene una red con tres genes, (I) cada uno de ellos sigue la misma regla lógica. (III) De acuerdo con eso se calcula el destino de todas las configuraciones (todas las combinaciones posibles). (IV) La dinámica se puede representar con una red, en este caso cada nodo simboliza una de las ocho posibles configuraciones, este conjunto se llama espacio omega (Ω). Según la dinámica, existen dos configuraciones en equilibrio o sumideros, 000 y 111, de las cuales no se puede escapar. La única manera de llegar al sumidero 111 es partiendo de él mismo; si se empieza en cualquiera de las otras siete configuraciones se acabará en el sumidero 000. El conjunto de configuraciones que desembocan en el mismo sumidero se conoce con su cuenca de atracción (C1 y C2).

I

Regla lógica		
E1	E2	S
0	0	0
0	1	0
1	0	0
1	1	1



III

ABC (t)	ABC (t+1)
000	000
001	000
010	000
011	100
100	000
101	010
110	001
111	111

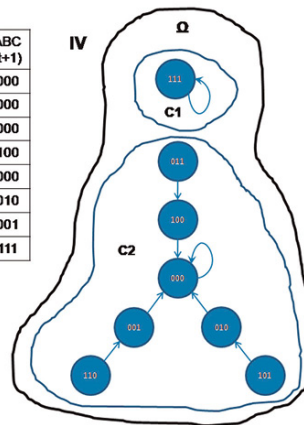
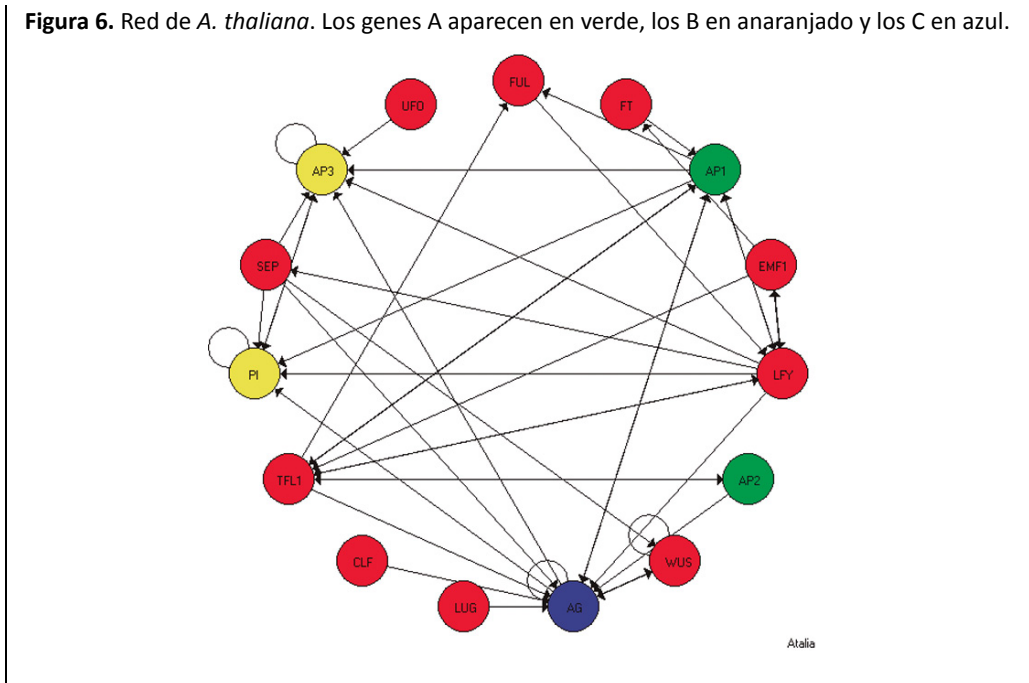


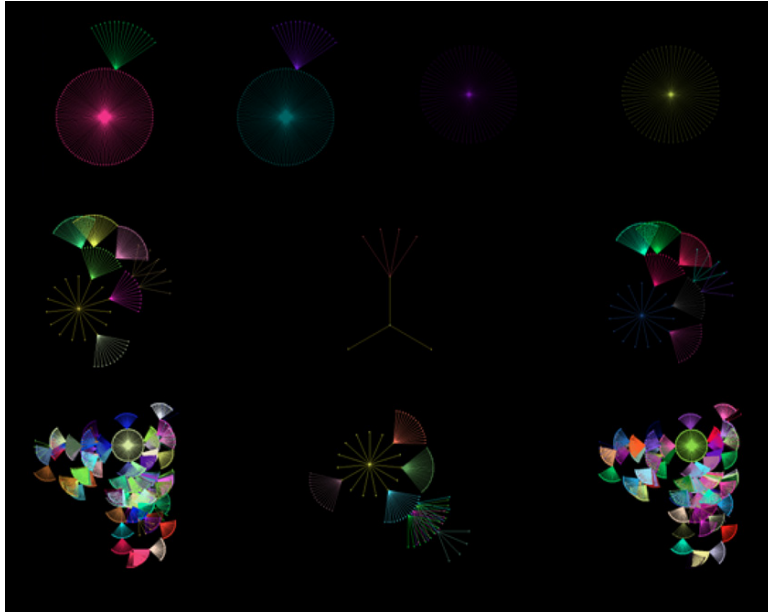
Figura 6. Red de *A. thaliana*. Los genes A aparecen en verde, los B en anaranjado y los C en azul.



La dinámica del sistema muestra que hay 10 sumideros puntuales (figura 7). ¿Qué significa eso? Según la interpretación original de Kauffman, cada una de estas configuraciones en equilibrio representa a un tipo celular. Ha llegado el momento de validar el modelo de las redes genéticas binarias. Si estas combinaciones de estados, activos e inactivos, de los genes coinciden con las observadas en los diferentes tipos celulares de la flor de la arabide, el modelo cobrará sustento. Cuando se comparan los perfiles de actividades de los 15 genes de los sumideros con las naturales, coinciden exactamente. Cuatro de ellas corresponden a la configuración genética que se encuentra en las inflorescencias, una a la de los sépalos, dos a la de los pétalos, dos a las de los estambres y una a la de los carpelos. Además, el modelo es capaz de predecir los fenotipos de las flores mutantes que se obtienen cuando se altera artificialmente cierto gen (Espinosa *et al.*, 2004, Chaos *et al.*, 2006). Una característica importante que se advierte con estos modelos reside en la complejidad de su comportamiento, haciéndolos difíciles de predecir, lo cual pone en entredicho las suposiciones anteriores sobre la cualidad aditiva y la linealidad de los sistemas genéticos. Para generar monstruos no es necesario hacer un número monstruoso de modificaciones.

Curiosamente, las cuencas de atracción de los diez sumideros son muy diferentes en cuanto a su tamaño, es decir, al número de configuraciones que desembocan en cada una de ellas. Por ejemplo, las cuencas de los estambres y los carpelos están conformadas por más del 90% del total de las configuraciones del espacio omega (figura 7). ¿Hay alguna relación entre los tamaños abrumadores de estas cuencas con el hecho de que pertenezcan precisamente a las estructuras reproductoras de la flor? Queda mucho por averiguar.

Figura 7. Los 10 sumideros puntuales de la red floral de *A.thaliana*.



Como ya se ha comentado, los modelos de redes genéticas han demostrado su utilidad ya que gracias a ellos se puede comprender la génesis de las diferentes partes florales; no obstante, hay que recordar que el modelo es determinista, lo cual significa que dada cierta configuración el futuro será irremediamente el mismo; si se empieza en una configuración de la cuenca que desemboca en el sumidero de sépalos, la célula permanecerá en ese sumidero siendo un sépalo indefinidamente. Entonces, ¿cómo es que la planta crea las demás partes florales? Una idea es que la red floral está conectada a otra red o a un gen y estos son los que se encargan de modificar la configuración para moverse de cuenca. Una señal determinista proveniente de la misma planta sería la que causa que se vayan formando las diferentes partes florales. Otra idea es que la secuencia de eventos que se observan cuando una flor nace no se deben a una señal de ese tipo, sino que son el resultado colateral de las propiedades del sistema; en cierta forma sería un paisaje epigenético con crestas relativamente tenues y sujeto a un movimiento continuo, lo que implicará que las células o canicas puedan cambiarse de cuenca. Esta situación ha sido explorada exponiendo las reglas lógicas de la red floral a alteraciones constantes con intensidades diferentes (Álvarez-Buylla *et al.*, 2008). Los resultados muestran que para ciertos niveles de alteración o ruido, la secuencia que se recupera fijándose en la probabilidad máxima de llegar a cada uno de los sumideros es casi la misma que la natural. Si esto es cierto, la estructura más llamativa y voluptuosa del reino vegetal no se habría generado por selección natural, sino que se produce por la inexactitud del sistema genético que la fabrica. La flor sería una pechina (Lewontin y Gould 1979). ¿Acaso el prototipo floral

presenta restricciones?, ¿existen monstruos florales naturales?

El monstruo de la selva lacandona

Las angiospermas son el grupo más numeroso de plantas. Aparecieron de manera súbita, según los registros fosilíferos, hace 130 millones de años y se adueñaron de gran parte del mundo. Cuentan con cerca de 250,000 especies, siendo, por mucho, el grupo de plantas más numeroso (Cronquist 1991). Todas estas especies presentan el mismo prototipo de flor, el cual está formado por cuatro verticilos: sépalos, pétalos, estambres y carpelos; todas excepto una. En la selva lacandona de México existe una especie cuya conformación se sale de este diseño típico: descubierta en 1985 por Martínez y Ramos, *Lacandonia schismatica* es la única planta que presenta un orden diferente de los verticilos; los dos últimos están invertidos en cuanto a su posición. En el verticilo tercero presenta los carpelos y en el cuarto, los estambres (Márquez *et al.*, 1989). *L. schismatica* es un monstruo y atestigua que el prototipo de las angiospermas puede variar. Gracias a los utensilios, a las redes y a las simulaciones en computadora ya se dispone de un método promisorio para estudiar a esta planta misteriosa y original, pionera al invadir una sección del morfoespacio deshabitada.

Cáncer

De acuerdo a los trabajos con redes genéticas es posible relacionar a los tipos celulares con los sumideros de la dinámica del sistema. Los sumideros también pueden representar ciertas fases en las que se encuentra una célula: diferenciación, apoptosis, descanso y proliferación (Huang e Ingber 2000); de esta forma se puede entender cuáles son las condiciones genéticas que desencadenan el cambio de estadio de una célula o que se quede atorada en alguno de ellos, como sucede en el cáncer. Varios estudios han encaminado sus esfuerzos al tema. Como era de esperarse, el problema básico al que se han enfrentado es la ausencia de las redes completas que determinen los tipos celulares cancerosos. No obstante, se han desarrollado procedimientos para afrontar el problema de las redes incompletas: el enfoque consiste en incorporar un análisis probabilista, a la par del determinista, para calcular la dinámica del sistema y así calcular los efectos que producen ciertas mutaciones sobre la dinámica del sistema asociados con una probabilidad (Brun *et al.*, 2005).

El filo del caos

Estos resultados son muy alentadores debido a que permiten poner a prueba dinámicas, restricciones y reglas ocultas en los procesos del desarrollo con modelos formales que se pueden representar y simular en las computadoras.

Otra propuesta kaufmaniana se relaciona con la capacidad de evolucionar de las

redes biológicas. Según esta idea, una red cuya dinámica sea extremadamente robusta ante cualquier perturbación tendrá la ventaja de que ninguna mutación podrá alterar su funcionamiento normal, por lo que sus productos funcionarán bien para el organismo que la posea. Sin embargo tiene un par de aspectos negativos. Uno de ellos es que la población de estos organismos no podrá adaptarse mejor de lo que está actualmente, y el lado más peligroso es que si las condiciones cambian tampoco tendrá el poder de adaptarse al ambiente nuevo. La población estará congelada debido al equilibrio estructural inquebrantable de la red. Por el contrario, en el otro extremo de la robustez, se tiene un tipo de redes cuya conformación permite que ante cualquier mutación, por pequeña que esta sea, sus productos cambien; la situación también se torna peligrosa, pero en otro sentido: la selección natural actúa preservando características beneficiosas y combinándolas, por lo tanto, en el proceso evolutivo se deben mantener ciertas características. Si el comportamiento dinámico de una red es caótico, cada vez que se alteren mínimamente sus propiedades se crearán tipos celulares nuevos y desaparecerán muchos otros que existían previamente. Cada mutación produciría un fenómeno de borrón y cuenta nueva, escenario en donde la selección natural no puede mostrar su potencial creador. Una población con este tipo de redes estaría condenada a la revolución perpetua, revolución encaminada al desastre.

Kauffman explica que debido a esa situación las redes biológicas deben encontrarse en lo que ha llamado «el filo del caos», una zona de comportamiento del sistema dinámico en donde las redes no sean totalmente robustas, pero tampoco extremadamente flexibles ante mutaciones espontáneas. Para sondear lo anterior se tendría que disponer de muchas redes biológicas completas en el sentido de que su topología y sus reglas hayan sido inferidas directamente. Actualmente son apenas un puñado (Albert y Otmer 2003, Chaos *et al.*, 2006, Fauré *et al.*, 2006, Irons 2009).

Utilizando algunas redes inferidas a partir de evidencias experimentales directas, y otras inferidas según los datos de micro arreglos, Balleza *et al.*, (2008) han analizado cinco redes provenientes de organismos de cuatro reinos diferentes. Redes de *A. thaliana*, *D. melanogaster*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Escherichia coli* y *Bacillus subtilis* fueron sometidas a un análisis para conocer su ubicación entre el extremo caótico y el congelado, su criticidad. Se encontró que las cinco se encuentran en la zona crítica, es decir, que apoyan la predicción kauffmaniana de que las redes biológicas están entre esos dos regímenes extremos, en el borde del caos. Aún queda mucho por explorar sobre estas características y corroborar si las conclusiones biológicas provenientes de la física estadística son reales, pero el futuro se ve prometedor.

La verdadera importancia de las redes genéticas aún se vislumbra, sobre todo en dos campos de la biología. Por un lado, en el maridaje final entre la evolución y el desarrollo que culmine en una teoría integradora y, por el otro, en el

descubrimiento de la cura de uno de los padecimientos más devastadores de la humanidad actual, el cáncer.

La inmortalidad del ajolote

En su libro, *On growth and form (Sobre el crecimiento y la forma)* (1917) D'Arcy Thompson aseguraba que las tasas de crecimiento diferentes de las características, la alometría, podían producir variaciones en la forma de un organismo. En la misma obra se pueden ver los dibujos sobre cómo unas transformaciones geométricas en la forma de una especie pueden reproducir los de otra, lo cual atestigua la similitud de los prototipos de diseño de animales que aparentemente usan esquemas diferentes para su formación. Junto con el trabajo de E. Russell (1916), abrió un campo nuevo en la biología, conocido como la morfología teórica, antecedente de las biomatemáticas. Lamentablemente, el estudio de Thompson es descriptivo y no contiene una propuesta teórica en términos evolutivos ni del desarrollo.

La heterocronía⁵⁴ es un cambio evolutivo en el tiempo de los eventos del desarrollo. Ha sido utilizada para explicar las grandes innovaciones y las transiciones entre los prototipos diferentes de las criaturas. Por ejemplo, si una especie adelanta la maduración sexual a etapas tempranas del desarrollo o si retrasa el desarrollo de otras características hasta la edad madura, el resultado morfológico puede ser muy notorio. El origen de los vertebrados podría hallarse en la larva de vida libre y con simetría bilateral de las ascidias, y el de los insectos en la larva de seis patas de los milípedos. Orígenes no tan dramáticos podrían ser el de las ratites a partir de la conservación de la forma de un polluelo y el del hombre en la retención de características de los simios bebés. Sin negar la importancia de este proceso, Raff (1996) afirma que la heterocronía debe ser reevaluada debido a que hay otros procesos que pueden asemejarla.

Según Raff (1996), la terminología es muy imprecisa ya que se confunden los procesos con los resultados o formas. Debido a esto, un modelo gráfico será de gran ayuda para esclarecer y delimitar los conceptos de la heterocronía.

Cuando nace, un toro carece de cuernos. En cierto momento de su desarrollo se da la señal para que comiencen a crecer. Cualquier taurófilo sabe que la longitud de los pitones varía entre los individuos y entre las diferentes ganaderías y razas: quien haya visto a un miura seguramente entenderá eso. Tener cuernos pequeños es una condición infantil, mientras que unos cuernos grandes demuestran madurez (figura 8). Los procesos de la heterocronía pueden alterar el tamaño de los cuernos produciendo individuos con formas añiñadas o adultas. A las formas añiñadas se las denomina pavidomorfos, los cuales pueden generarse a partir de diferentes procesos.

Veamos qué sucede con el toro. El desarrollo de sus cuernos tiene un inicio, un final y una tasa de crecimiento. Si se adelanta el tiempo en que finaliza el desarrollo de la estructura, se recortará el lapso de tiempo de generación de la característica y

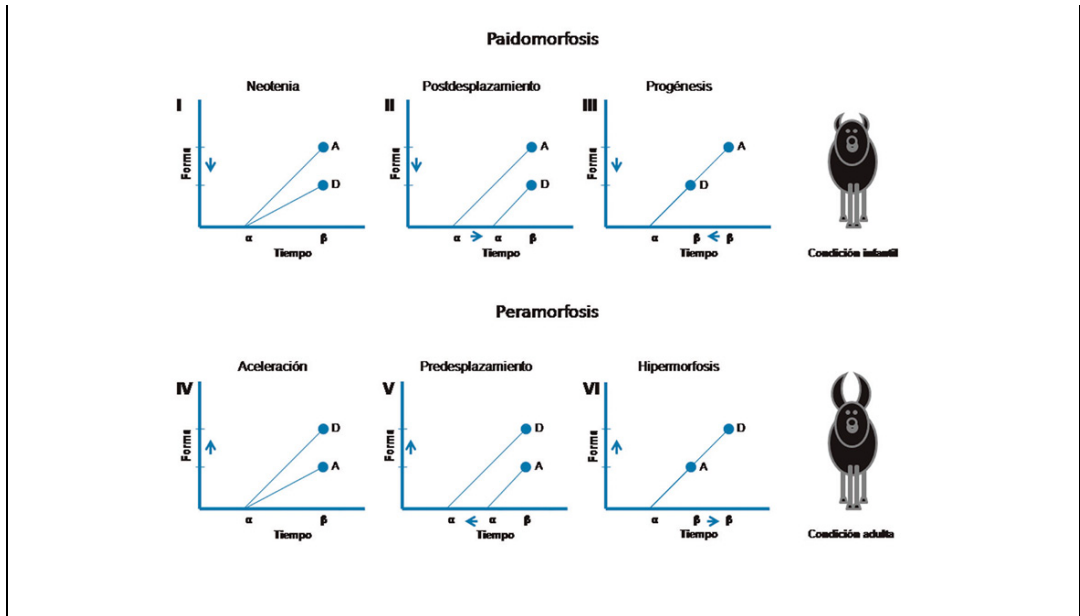
el resultado será un toro con cuernos pequeños; cuando se trunca la estructura por esta razón, al proceso se le denomina progénesis (figura 8 III). Al retrasar el comienzo de la formación de los cuernos, se obtiene el mismo resultado, un toro con cuernos muy pequeños; en este caso, el proceso se conoce como pre desplazamiento. También es posible obtener un toro paidomorfo si se disminuye la tasa de crecimiento de los cuernos, a lo cual se ha llamado neotenia (figura 8 I).

Las salamandras mexicanas lo ilustran muy bien. Para este caso las dos variables son el desarrollo del soma y la maduración sexual en lugar del tamaño del cuerpo y los cuernos del toro. Los ajolotes (*Ambystoma*) son individuos que desaceleran el desarrollo del soma mientras mantienen la maduración sexual normal. Son neoténicos o adultos conservados, el sueño de miles de consumidores de productos anti arrugas. En las salamandras del género *Thorius*, conocidas como salamandras enanas, ha sucedido algo diferente, ellas han adelantado la maduración sexual y el desarrollo del soma lo han dejado intacto; son progénicas o niños precoces.

La heterocronía puede crear un toro con cuernos mucho más grandes debido a que la presencia de cuernos está asociada con el estado adulto, un gran desarrollo de esta estructura da la impresión de una gran adultez. Estas formas son los peramorfos. Un toro con una cornamenta enorme es un peramorfo y se puede originar por el retraso del tiempo en que finaliza el desarrollo de los cuernos, en cuyo caso el proceso se denomina hiper morfosis (figura 8 VI). Si se adelanta el tiempo en el que empiezan a constituirse los cuernos, se creará un toro con cuernos muy grandes. Este proceso es el post desplazamiento. Por último, se puede desarrollar un toro peramorfo si se aumenta la tasa de crecimiento de los cuernos, proceso conocido como aceleración (figura 8 IV).

Retomando la idea de que los organismos son conjuntos de redes, de módulos encargados de dirigir ciertas características en los organismos, un organismo puede presentar una combinación de estos procesos. Por ejemplo, se ha propuesto que el hombre es neoténico en relación a las características de su rostro, asemeja a un chango infantil, tiene el cráneo redondo, ojos grandes y mandíbula pequeña, forma que recuerda a los micos infantiles. Con respecto al cerebro, es un hiper morfo porque este órgano continúa creciendo más allá del período en que lo hace en los changos. Tal vez seamos un mico infantil con un gran cerebro.

Figura 8. Modelo gráfico de heterocronía. Paidomorfosis. El toro tendrá cuernos más pequeños, condición infantil, (I) al disminuir la tasa de desarrollo de los cuernos, (II) al adelantar el tiempo final o (III) al retrasar el tiempo inicial de aparición. Peramorfosis. El toro dispondrá de unos cuernos más grandes, condición adulta, (IV) al aumentar la tasa de crecimiento de los cuernos, (V) al retrasar el tiempo final o (VI) al adelantar el tiempo inicial de aparición de los cuernos. Trayectoria del antepasado (A), trayectoria del descendiente (D), tiempo de inicio del desarrollo de los cuernos (α), tiempo final del desarrollo de los cuernos (β).



Gould (1977) ha propuesto que de estos procesos la progénesis es de los más interesantes ya que tiene un efecto importante en la evolución. Si se logra adelantar la madurez sexual, como en el caso de las salamandras *Thorius*, parte de la maquinaria genética dedicada a cumplir funciones de la vida adulta quedaría libre, puesto que la salamandra ya se reprodujo. Además, esta maquinaria ya estaría bien ensamblada.

¿Especiación o hibridación en la biología?

La capacidad de evolucionar y la adaptación son dos procesos bajo estudio que surgen de su visión particular de la vida, la interna en el primer caso y la externa en el segundo. Eso ha generado una división conceptual en la biología, un problema serio e irresoluto, que si bien en algunos períodos no ha sido notorio, se debe principalmente a que un grupo ha perdido fuerza en comparación con su rival y no a que se haya asimilado o combinado el conocimiento de ambos enfoques.

Actualmente hay un grupo de científicos que intentan conjuntar esas características de los sistemas biológicos fundiéndolos en un paradigma nuevo en la biología. La corriente se denomina “biología del desarrollo evolutiva”⁵⁵. Es importante mencionar que según diferentes autores la biología del desarrollo evolutiva no presenta una unidad ni está clara su demarcación (Hall 2000, Sarkar y Robert 2003, Gilbert 2003). Por ejemplo, para Hall hay dos programas: “la biología del desarrollo evolutiva” y la “biología evolutiva desarrollista”⁵⁶. El primero es amigable con la síntesis moderna, representa la unión entre la evolución y el desarrollo, en el cual las propiedades emergentes de los sistemas complejos se incorporan a la teoría evolutiva. El segundo aborda la fusión, principalmente desde el punto de vista del desarrollo, el cual ve a la teoría evolutiva con graves

problemas, por lo que su reemplazo por otra teoría, basada en las propiedades del desarrollo y que elimine el protagonismo de los genes, sería más adecuada. Si bien no es necesario adentrarse en esta discusión⁵⁷, es importante mencionar que se vive en un período en donde, una vez más, el enfoque del desarrollo y el de la evolución colapsan en casi una igualdad de fuerzas. Esperemos que la disputa vieja entre las diferentes visiones de la vida se diluya de una vez por todas y no se continúe con aquella trifulca famosa y añeja entre Cuvier y St. Hilaire sobre función y forma (Appel 1987).

El malabarista de la visión

El impresionante avance técnico en cuestiones moleculares ha tenido repercusiones substanciales en varias disciplinas, entre las cuales las más destacadas son la ingeniería genética, la medicina, la criminología, la sistemática, la antropología y la biología evolutiva. Sin embargo ha alentado un apego desmedido por el reduccionismo y el genocentrismo, representado claramente en libros como *The selfish gene (El gen egoísta)* de R. Dawkins, lo cual sesga la visión que se tiene de las criaturas e impide abordar su estudio desde el punto de vista de una filosofía holística que integre las diferentes visiones de la vida en una explicación global.

El pensamiento de E. Kant ha quedado como uno de los más importantes y revolucionarios en la filosofía. Famoso, entre otras cosas, por conjuntar el empirismo y el racionalismo, y por el deseo de hacer universales los logros de la sociedad (Savater 2008); tenía una visión integradora de los organismos e introdujo el término auto organización en *Crítica al juicio* (1790). Plantea que los organismos son seres que responden a un mismo proceso que presenta dos formas de manifestarse, o más bien, que percibimos de dos maneras. Los organismos no son máquinas cuyas partes están solamente predestinadas a cumplir una función, y con ello, la razón de su existencia reside precisamente allí, en que estas partes existen para y por medio de las demás.

Lamentablemente, sus ideas sobre las criaturas no han terminado de ser aceptadas totalmente en la biología. De hecho, se utilizaron antes para estudiar otro tipo de fenómenos, y de estas inquietudes surgieron disciplinas nuevas, como la cibernética (Wiener 1961). Según la visión kantiana, la evolución es producto y causa de la organización biológica.

La visión interna, la cual entiende a las propiedades auto organizadoras de las criaturas, y la externa, que las percibe como materia maleable ante las presiones del ambiente, responden a preguntas viciadas de origen, que entienden a un ser como una unidad dual, su forma y su función, y que por lo mismo acotan sin querer su campo de estudio en la misma pregunta que se formulan sobre la naturaleza de los organismos. Esta dualidad permanecerá mientras continúe haciéndose la pregunta, en esencia sesgada, hacia una parte de lo que son los seres.

El camaleón es un animal extraño. No solo se camufla de forma precisa según su

entrono, sino que además puede mover los ojos en forma separada. Ambas son cuestiones de la visión, ambas controladas por el reptil, una es lo que muestra al ojo del espectador (externa) y la otra lo que él mismo percibe (interna). El que pueda mover los ojos de esa forma tiene ciertamente ventajas, como la de abarcar un campo visual mayor; poder ver hacia delante y hacia atrás al mismo tiempo hubiese evitado, sin duda, muchísimos accidentes a otras criaturas. En el momento de cazar sincroniza ambos ojos, calcula la distancia del objetivo y dispara la lengua. Si los ojos no cooperasen uniendo la información que tiene cada uno en una imagen en estéreo, el camaleón no podría percibir la profundidad ni la distancia a la que se encuentra la presa y fallaría. Su supervivencia depende de la acción en conjunto de ambas visiones. De la misma manera, la visión del desarrollo, o interna, y la visión de la evolución, o externa, deberían cooperar y sincronizar sus esfuerzos para que se pueda captar la profundidad de la vida.

¿Acaso alguno de los dos ojos del camaleón provee mejor información acerca del mundo que el otro?, ¿acaso lo que muestra y lo que percibe son dos procesos separados?

32 Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

33 Según la vigésimo segunda edición del Diccionario de la Lengua Española [2001], la palabra “evolución” viene de latín *evolutio* que significa desenrollarse, desenvolverse. Si se revisan las ediciones previas al surgimiento de la Síntesis Moderna (i. e. la décimo sexta edición [1941]), la acepción de “evolución biológica” no aparece.

34 Como es frecuente en término de cuestiones históricas, no está muy claro quién fue el inventor del microscopio; además, también depende de orgullos y propagandas nacionalistas de los países que defienden a sus creadores. Al parecer, en este caso la disputa estaría entre científicos de España, Holanda e Italia.

35 Estas teorías se denominaron originalmente transformistas, pero a la larga cambiaron de adjetivo, convirtiéndose en teorías evolutivas. De hecho, Darwin no usa la palabra evolución en la primera edición del libro mencionado.

36 El olvido en que cayó Wallace como codescubridor de la selección natural es posible que se deba a que comenzó a relacionar las explicaciones científicas con otras de índole metafísica. Por ejemplo, el cerebro humano, según él, no podía haberse creado solamente por la selección natural, sino que debió existir un influjo divino que intervino en su creación.

37 Se propone llamar así a las causas próximas, de donde *pera* en griego es el fin próximo.

38 Sin embargo, la idea de la función y del diseño sigue inmersa en la teoría darwiniana y es esa la razón de la incompatibilidad con los biólogos del desarrollo.

39 Se propone llamar así a las causas lejanas, de donde *telos* es en griego fin lejano.

40 Dentro del mundo griego había una división entre filósofos materialistas y teleologistas. Los primeros definían a las cosas según su materia, los segundos de acuerdo con su función. Es probable que uno de los orígenes de esta disyuntiva biológica resida aquí (Guthrie 1953).

41 Se han identificado cerca de 1.5 millones de especies. Según diferentes investigadores el número total de especies en nuestro planeta podría estar entre 4 millones, siendo conservadores, y 100 millones sin serlo (Miller y Spoolman).

42 El grupo de los insectos abarca a la mitad de todas las especies identificadas hoy en día en la Tierra.

43 El término neodarwinismo fue acuñado por G. Romanes en 1896 (Mayr 1991) para denominar al darwinismo sin las ideas lamarquianas del uso y desuso de los caracteres y de la herencia de los caracteres adquiridos. La evolución solo ocurría por selección natural, como aseguraban A. Wallace y A. Weissman. Es importante recalcar que la Síntesis Moderna no es sinónimo de neodarwinismo.

44 El término macroevolución fue acuñado por Y. Filipchencko en su libro *Variabilität und variation de*

- 1927 (Variabilidad y variación) (Bowler 1982). Es un término que se usa poco dentro de la Síntesis Moderna porque, para esta teoría, la macro evolución es una ilusión, una interpretación equivocada de la evolución creada por la microevolución. «We are compelled at the present level of knowledge reluctantly to put a sign of equality between the mechanisms of macro- and microevolution» («De acuerdo al conocimiento actual, se puede poner un signo de igual entre macro- y microevolución») Dobzhansky (1937).
- 45** Este caso ejemplifica la acción del gen Ultrabithorax.
- 46** Se pensaba que dichos ojos no eran homólogos, en la actualidad, dada esta evidencia, el concepto de homología también necesita una revisión profunda.
- 47** Los primeros animales con cabeza fueron los peces, cuyo origen se remonta a 500 millones de años (Weichert y Presch 1981).
- 48** Modelos más modernos conjuntan la forma de las conchas con diseños en ellas (Fowler et al., 1992). Un programa que permite modelar las conchas, el Raupscolier, se puede encontrar gratuitamente en <http://tolaemon.com/raupscolier/index.htm>.
- 49** El concepto teórico de un espacio que contenga a todas las formas posibles de una característica ha sido denominado de diferentes maneras: morfoespacio (Raup 1966), espacio fenotípico (Alberch 1989), espacio de diseño (Dennet 1999). Aquí se prefiere morfoespacio por ser la palabra pionera.
- 50** El trabajo presenta la red de la diferenciación floral de la *A. thaliana*. Dicha red es una mezcla de genes en cuanto a su comportamiento. Presenta genes con dos y con tres estados.
- 51** Dos de ellos, CLF y LUG, no cambian de estado, siempre están activos, por lo que el cálculo de la dinámica del sistema se hizo quitándolos sin afectar los resultados.
- 52** Las simulaciones se hicieron con la red con 13 genes. El espacio omega es entonces 213 (8192). Los resultados que se muestran a lo largo del capítulo corresponden a dicha red.
- 53** El cálculo de la dinámica de un sistema y su representación gráfica es un proceso muy lento en términos de cómputo, y más aún si se hace a mano. Un programa que permite hacerlo, Atalia, se puede encontrar gratuitamente en <http://www.ecologia.unam.mx/~achaos/Atalia/atalia.htm>.
- 54** Término acuñado por Haeckel (Raff 1996).
- 55** En inglés evolutionary developmental biology. De aquí que se le identifique en inglés como evo-devo. Si se quisiese traducir el acrónimo, muy arraigados en la idiosincrasia angla, quedaría en español des-evo.
- 56** En inglés developmental evolutionary biology o devo-evo. Para este caso el acrónimo quedaría evo-des.
- 57** Para una descripción más detallada de la historia sobre la divergencia de los programas de investigación del desarrollo y de la evolución y su aparente convergencia actual, leer Gilbert (1998).

Referencias

- Alberch, P. y Gale, E. A. (1983). Size dependence during the development of the amphibian foot. Colchicine-induced digital loss and reduction. *J. Embryol. exp. Morph.* 76:177-197.
- Alberch, P. y Gale, E. (1985). A developmental analysis of an evolutionary trend: Digital reductions in amphibians. *Evolution*, 39: 8-23.
- Alberch, P. (1989). The logic of monsters: Evidence for internal constraints in development and evolution. *Geobios* 12: 21-57.
- Albert R, Othmer H.G. (2003). The topology of the regulatory interactions predicts the expression pattern of the segment polarity genes in *Drosophila melanogaster* *Journal of Theoretical Biology* 223 (2003) 1–18.
- Álvarez-Buylla E, Chaos Á, Aldana M, Benítez M, Cortés-Poza Y, Espinosa-Soto C, Hartasánchez D, Lotto R, Malkin D, Escalera-Santos G, Padilla-Longoria, P. (2008). Floral Morphogenesis: Stochastic Explorations of a Gene Network Epigenetic Landscape. *PLoS ONE* 3(11): e3626. doi:10.1371/journal.pone.0003626.
- Appel T. 1987 (1987). The Cuvier-Geoffroy Debate: French Biology in the Decades Before Darwin. Oxford University Press.
- Balleza E., Álvarez-Buylla E.R., Chaos Á., Kauffman S., Shmulevich I., Aldana M. (2008). Critical dynamics in genetic regulatory networks: examples from four kingdoms. *PLoS ONE*. 3(6):e2456.
- Barabasi A, Oltvai Z. (2004). Network biology: understanding the cell's functional organization. *Nature reviews* 5:101-114.
- Berger, W.H. (1969). Planktonic foraminifera: basic morphology and ecologic implications. *Journal of Paleontology* 6, 1369–1383.
- Bowler, P. (1982). The Eclipse of Darwinism: Anti-Darwinian evolutionary theories in the decades around 1900. Johns Hopkins University Press.
- Bruna M, Dougherty E.R., Shmulevich I. (2005). Steady-state probabilities for attractors in probabilistic Boolean networks *Signal Processing* 85. 1993–2013.
- Carroll, S.B. (2001). Endless forms: the evolution of gene regulation and morphological diversity, *Cell* 101, 6: 577-580.
- Coen E.S., Meyerowitz E. (1991). The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* 353:31–37.
- Costello J.H. Colin S.P. Dabiri J.O. (2008). Medusan morphospace: phylogenetic constraints, biomechanical solutions, and ecological consequences. *Invertebrate Biology* 127(3): 265–290.
- Cronquist (1988) The evolution and classification of flowering plants. Bronx, New York botanical garden, New York.
- Chaos Á, Aldana M, Espinosa-Soto C, García Ponce de León B, Garay Arroyo A. y

- Álvarez-Buylla E (2006) From Genes to Flower Patterns and Evolution: Dynamic Models of Gene Regulatory Networks *J Plant Growth Regul.* 25:278–289.
- Dawkins, R. (1985). *El gen egoísta*. Biblioteca científica Salvat número 9, Barcelona.
- Dennett, D. (1995) *Darwin's dangerous idea*. Touchstone Simon y Shuster, New York.
- Depew, D. y Weber, B. (1995) *Darwinism Evolving. Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*. Cambridge, MA & London: MIT Press.
- Deutscher D, Meilijson I, Schuster S, Ruppín E. (2008). Can single knockouts accurately single out gene functions? *BMC Systems Biology* 2008, 2:50.
- Dobzhansky T. (1937). *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York. (3rd ed., 1951).
- Dobzhansky T. (1973). *Nothing in biology makes sense except in the light of Evolution*. *American Biology Teacher* 35:125-129.
- Fauré A., Naldi A., Chaouiya C. y Thieffry D. (2006). Dynamical analysis of a generic Boolean model for the control of the mammalian cell cycle. *Bioinformatics*. Vol. 22 no. 14 2006, pages e124–e131.
- Finerty, J. (2003). The origins of axial patterning in the metazoa: how old is bilateral symmetry? *International Journal of Developmental Biology*, Vol. 47, Nº. 7-8, 2003 , pages. 523-529.
- Fowlery D.R., Meinhardt H. y Prusinkiewicz P. (1992) Modeling seashells, *Proceedings of SIGGRAPH* Chicago, Illinois, July 26–31.
- Gilbert, S.F. (1998). Wormholes: A commentary on K. F. Schaffner's "Genes, behavior, and developmental emergentism". *Philosophy of Science* 65: 259-266.
- Gilbert, S.F. (2003). Evo-devo, devo-evo, and Devgen-Popgen, *Biology and philosophy* 18: 347-352.
- Goldschmidt, R. (1940) *The material basis of evolution* [1982]. Yale University Press.
- Gould, S. J. (1977), *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge MA: Harvard Univ. Press.
- Gould, S.J. (1991a) *La vida maravillosa*. Biblioteca de bolsillo número 5, Barcelona.
- Gould, S. J. (1991b). The disparity of the Burgess shale arthropod fauna and the limits of cladistic analysis: why we must strive to quantify morphospace. *Paleobiology* 17, 411± 423.
- Gould, S. J. y Lewontin, R. C. (1979) The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, 205, p. 581-98, 1979.

- Guthrie, W.K.C. (1953) Los filósofos griegos. Breviarios número 88. Fondo de Cultura Económica, México.
- Huang, S. y Ingber D.E. (2000). Shape-Dependent Control of Cell Growth, Differentiation, and Apoptosis: Switching between Attractors in Cell Regulatory Networks. *Experimental Cell Research* 261, 91–103.
- Huxley, J. (1942). The modern synthesis [1963]. Second edition, George Allen y Unwin Ltd, London.
- Halder, G., Callaerts, P. y Gehring, W. J. (1995). New perspectives on eye evolution *Curr. Opin. Genet. Dev.* 5, 602–609.
- Hall, B. (1999). Evolutionary developmental biology. Second edition. Kluwer academic publishers. Netherlands.
- Hall, B. K. (2000) Evo-devo or devo-evo—does it matter? *Evolution and Development* 2(4): 177-178.
- Hamburger, V. (1980). Embryology and the Modern Synthesis in evolutionary theory. En Mayr, E. y Provine, W. (eds.), *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. New York: Cambridge University Press. (pp. 97–112).
- Irons, J.D. (2009). Logical analysis of the budding yeast cell cycle. *Journal of Theoretical Biology* 257:543–559.
- Kant, I. (1790). *Crítica del juicio* [2007], Espasa Calpe, Madrid.
- Kauffman, S.A. (1969). Metabolic stability and epigenesis in randomly constructed genetic nets. *J. Theor Biol* 22:437–467.
- Kauffman, S.A. (1993). *The origins of order: self-organization and selection in evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Løvtrup, S. (1987). *Darwinism: Refutation of a Myth*. Croon Helm, New York.
- Márquez-Guzmán, J., Engleman, M., Martínez-Mena, A., Martínez E. y Ramos C. (1989). Anatomía Reproductiva de *Lacandonia schismatica* (Lacandoniaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Vol. 76, pp. 124-127.
- Mayr, E. (1980) Prologue: Some thoughts on the history of the evolutionary synthesis. En *The evolutionary synthesis* Mayr, E. y Provine, W. (eds.) Cambridge University Press.
- Mayr, E. (1991). *One Long Argument: Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought*, Harvard University Press, Cambridge Massachusetts.
- McGhee G. (2007) *The geometry of evolution: adaptive landscapes and theoretical morphospaces*. Cambridge University Press.
- McGinnis, W., Levine, M.S., Hafen, E., Kuroiwa, A. y Gehring W.J. (1984). A conserved DNA sequence in homoeotic genes of the *Drosophila* Antennapedia and bithorax complexes. *Nature* 308, 428 - 433.

- Mendoza L, Thieffry D, Álvarez-Buylla E. (2000). Genetic control of flower morphogenesis in *Arabidopsis thaliana*: a logical analysis. *Bioinformatics* 15, 593-606.
- Miller, G.T. y Spoolman S.E. (2009). Essentials of ecology. Sixth edition. Brooks/Cole Cengage learning. Belmont CA.
- Monod J, Jacob F. (1961). Teleonomic mechanisms in cellular metabolism, growth, and differentiation. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology* 26: 389–401.
- Oster, G. F. y Murray J. y Miani M. (1985). A model for chondrogenic condensations in the developing limb. The role of extracellular matrix and cell fractions. *Journal of Embryology and Experimental Biology* 89: 93-112.
- Oster, G. F, Shubin, N., Murray J.D., y Alberch, P. (1988). Evolution and morphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny. *Evolution* 42(5):862-884.
- Papavero N, Llorente J, Espinosa, D. (1995). Historia de la biología comparada. Volumen III: De Nicolás de Cusa a Francis Bacon. UNAM, México.
- Papavero N, Pujol-Luz JR Llorente J. (2001a). Historia de la biología comparada. Volumen V: El Siglo de las Luces (Parte I). UNAM, México.
- Papavero N, Pujol-Luz J.R. Llorente J. (2001b). Historia de la biología comparada. Volumen VI: El Siglo de las Luces (Parte II). UNAM, México.
- Raup D.M. (1966). Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology* 40: 1178-1190.
- Raff, R. (1996). The shape of life. Genes, development, and the evolution of animal form. The university of Chicago Press.
- Ridley (1996). Evolution. Second edition. Blackwell Science.
- Russell, E.S. (1916). Form and Function: A Contribution to the History of Animal Morphology. Chicago [1982] University of Chicago Press.
- Sarkar, S. y Robert, J S (2003). Introduction. *Biology and Philosophy* 18: 209-217.
- Savater, F. (2008). La aventura de pensar. Debate Random House Mondadori, México.
- Schmitt S. (2006). *Aux origines de la biologie moderne. L'anatomie comparée d'Aristote à la théorie de l'évolution. Éditions Belin, Paris.*
- Sholtz G. (2003). Introduction. Evolutionary developmental biology of crustacean. En Sholtz G. Crustacean issues 15. Balkema Taylor & Francis, Netherlands.
- Shubin, N. H. y Alberch, P. A. (1986) Morphogenetic Approach to the Origin and Basic Organization of the Tetrapod Limb. *Evolutionary Biology* 20: 319-387.
- Sterelny, K. (2001). Dawkins vs Gould. The survival of the fittest. Icon books,

UK.

Thomson, D'A.W. (1917). *On Growth and Form*. The Complete Revised Edition, (1992) 1–1116. Dover Publications Inc., New York.

Waddington, C. H. (1940). *Organisers and Genes*, Cambridge University Press.

Waddington, C. H. (1941). Canalization of development and the inheritance of acquired characteristics, *Nature* 150: 563-565.

Waddington, C. H. (1957). *The Strategy of the Genes: A Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology*. New York: The Macmillan Company.

Weichert C. y Presch W. (1981). *Elementos de anatomía de los cordados*. Segunda edición McGrawHill, México.

Weiner, N. (1961). *Cybernetics: or Control and Communication in the Animal and the Machine*. Second edition. MIT Press.

SIMBIOSIS CELULAR Y SIMBIOGÉNESIS COMO FACTORES EVOLUTIVOS DE LA ESPECIACIÓN

Ulises Iturbe⁵⁸

Microevolución y macroevolución

En el imaginario colectivo de los biólogos que heredaron la visión de la *teoría sintética de la evolución*, que son casi todos, persiste la honda creencia de que hay dos clases de procesos evolutivos: los microevolutivos, que ocurren al interior de las poblaciones, cuyo resultado es la adaptación biológica y la especiación. Los segundos son los macroevolutivos, que ocurren por encima del nivel de especie, lo que explica la formación a gran escala de nuevos taxones en la jerarquía linneana.

Sin embargo, a pesar de haber aceptado la diferenciación conceptual entre ambos tipos de evolución, la conclusión de algunos de los arquitectos de la *síntesis* (notoriamente G. G. Simpson y B. Rensch) es que la lenta acumulación de cambios microevolutivos conduce también al establecimiento gradual de nuevos grupos biológicos y al surgimiento de novedades evolutivas que a la larga permiten la diversificación de grandes linajes.

Así, en una suerte de deserción de la escuela rusa de los genetistas de poblaciones, Y. Filipchenko y T. Dobzhansky, los morfólogos sintéticos decidieron borrar las fronteras entre las explicaciones causales de microevolución y macroevolución y, con esto, se aseguraron de que no hubiera sobresaltos en la continuidad del proceso evolutivo darwiniano: no habría diferencias cualitativas en tipo e intensidad entre los factores que promueven la evolución de la vida, así se tratase del origen de una especie o de todo un clado.

Desde ese punto de vista, los taxones supraspecíficos se forman por los mismos procesos que forman a las especies, solo que se toman mucho más tiempo porque van paso a paso. La existencia de varios reinos biológicos representados en la enorme diversidad del planeta, es consecuencia de que la acumulación lenta y gradual de cambios genéticos haya empezado hace mucho tiempo. Así, a mayor antigüedad, mayor diversidad, sobre todo si se recuerda

que, para los sintéticos endurecidos, la fuerza de la selección natural era suficiente para guiar el proceso evolutivo, solo enderezando el camino a partir de la depuración y aprovechamiento de pequeños cambios genéticos o mutaciones, debido a la leve y escasa operación de factores evolutivos secundarios.

Esta derivación extrema de la teoría sintética, por supuesto, no resiste la contrastación con la realidad. Los linajes más antiguos no son los más diversos, como lo atestiguan las bacterias, que son metabólicamente muy diversas, aunque no morfológicamente, en donde la exuberancia fenotípica de las especies de hongos, plantas y especialmente animales, abruma la modesta variedad de los linajes más antiguos. Por supuesto, no se está obviando que la diversidad microbiana está subestimada, pero por más especies de bacterias que se determinen en el futuro, el inventario de metabolismos definitivamente no llegará a la cantidad de millones que se estima para las formas animales, vegetales y fúngicas.

Como el movimiento intelectual reformador de la síntesis evolutiva venía de aplacar los ánimos macromutacionistas originales de principios del siglo XX, así como de algunos de sus contemporáneos marginados, los sintéticos creyeron, ingenuamente, que después de establecer un acuerdo ideológico sobre la lentitud y la gradualidad del proceso evolutivo en el congreso de Princeton de 1947, nadie iba a reclamar la participación de procesos alternativos para dar cuenta del origen de nuevos linajes evolutivos. Estaban en un error.

En cualquier caso, la síntesis triunfó, al menos por un breve tiempo. La macroevolución no persistió entre las percepciones de los biólogos como un fenómeno real, sino como una predicción inexorable de los resultados a largo plazo del proceso microevolutivo que transforma lentamente a las poblaciones de individuos.

Los campos de acción profesional de la biología

De modo paralelo a la síntesis, empezó a gestarse una distinción práctica entre los objetos de estudio de microevolución y macroevolución a partir de los campos de acción profesional de dos grandes bandos de biólogos evolucionistas, como producto de una vieja tensión profesional que inició a principios del siglo XX con la entrada de la biología experimental a las universidades (Bowler, 1983). Esta nueva manera de hacer biología basada en la experimentación, una biología de tipo funcional, cedió a la ecología, la fisiología y la genética la responsabilidad de estudiar los procesos, en tiempo real o ecológico, que causan el cambio evolutivo de las poblaciones. De esta manera, los biólogos experimentalistas serían los expertos que podían verificar

adecuadamente, mediante procedimientos perfectamente controlados en laboratorio y campo, la veracidad de los procesos y mecanismos que guían la evolución darwiniana. Así, el término microevolución se adaptó epistemológicamente para integrarse a ese nicho profesional de los biólogos funcionales. Especialmente ecólogos y genetistas de poblaciones reclamaron como suyo el campo, y a la fecha son sus celosos guardianes.

Por su parte, la biología tradicional, de corte más naturalista e histórico, que incluye básicamente a la paleontología, la sistemática y la biogeografía, debía explicar los patrones evolutivos que se establecen a largo plazo. Aquí, los biólogos historicistas no tendrían que tratar de entender las causas directas de la evolución, pues se pensaba un campo vedado para los experimentalistas, sino sus resultados en términos de patrones, tendencias, agrupaciones de taxones, establecimiento de jeraquías taxonómicas linneanas y distribuciones geográficas de la biota en todo el planeta. La macroevolución se fue asociando de manera sólida con este otro campo profesional. El propio Dobzhansky, al presentar la distinción conceptual entre microevolución y macroevolución en el libro fundacional de la síntesis, *Genetics and the origin of species*, de 1937, contribuyó a entregar la encomienda histórica del estudio de la última a la biología tradicional.

Los paleontólogos, formados en el entendimiento temporal de la vida, acudieron prestos al llamado. Así, la macroevolución se volvió dominio conceptual de la paleontología, pues es en esta ciencia donde se encuentran las personas que tienen la posibilidad de observar patrones y tendencias evolutivas a lo largo de los estratos geológicos. En la década de 1950, George Gaylord Simpson, alineado al programa adaptacionista, se encargó de hacer los amarres intelectuales para que la paleontología se conformara con descripciones de la transformación histórica de las biotas a través del registro fósil, es decir, contar la historia evolutiva de la vida. Con Simpson los paleontólogos, amos y señores de la macroevolución, renunciaban a la posibilidad de hacer hipótesis sobre el proceso evolutivo, como lamentaría después el paleontólogo de una generación posterior, Stephen Jay Gould (1980).

Una vez que los límites de actuación profesional entre ambos grupos de evolucionistas quedaron establecidos de manera definitiva, los biólogos funcionales plantearían hipótesis sobre procesos y mecanismos evolutivos, y los contrastarían empíricamente. En cambio, los biólogos historicistas se conformarían con deducir los patrones históricos de la evolución y de la vida en la Tierra. Transgredir los límites marcados no era una opción y pronto estas diferencias profesionales se volvieron tradiciones intelectuales dentro de la

biología evolutiva, poco después de la segunda mitad del siglo XX. Incluso hoy se puede percibir esta diferenciación epistemológica en forma de tensión entre los que cultivan los campos de acción profesional (cf. Soler, 2002). La tensión es real; sin embargo es inducida artificialmente y su permanencia poco promisorio.

La larga introducción al cuerpo principal de ideas que se tratarán en este capítulo es indispensable para entender por qué durante mucho tiempo y, hasta hoy, era inconcebible que biólogos autoetiquetados en la ortodoxia darwiniana como microevolutivos, se atrevieran a pensar en explicaciones macroevolutivas y, peor aún, proponer de nueva cuenta hipótesis que revivieran la idea de que puede haber dos niveles separados de operación en los mecanismos evolutivos: la escala poblacional o específica y la escala taxonómica o supraespecífica.

En este contexto histórico dos ideas revolucionarias en la biología, la simbiosis celular y la simbiogénesis, surgieron como explicaciones funcionales que daban cuenta de fenómenos y eventos macroevolutivos específicos, tales como la formación de nuevas especies, organelos celulares y hasta el origen uno de los tres dominios de la vida: las células eucariontes. No obstante, su aceptación tuvo que pasar por épocas severas, sobre todo al principio, es que los cuestionamientos fueron de índole ideológico. Esto condujo a la exclusión social de las primeras manifestaciones de esas hipótesis, impidiendo que su debate académico serio tuviera lugar tempranamente.

Como ejemplo casi moderno de lo anterior, están las declaraciones de la bióloga evolucionista Lynn Margulis (figura 1), creadora de la teoría de endosimbiosis en serie (SET, por sus iniciales en inglés), quien dejó ver que su primer artículo sobre el tema *On the origin of mitosing cells*, publicado en 1967, estuvo listo desde 1964. En distintos momentos fue enviado a 15 revistas científicas para su evaluación y posible publicación, pero en cada caso fue rechazado, y solo en el último intento una revista nueva, el *Journal of Theoretical Biology*, algo más libre de compromisos con los enfoques tradicionales de la biología, le dio cobijo (Margulis, 1998).

Figura 1. Lynn Margulis



Los orígenes antiguos de la simbiosis celular y la simbiogénesis

A finales del siglo XIX y principios del XX, en muchos países hubo naturalistas que especularon que las interacciones simbióticas sostenidas entre microorganismos podrían conducir a resultados evolutivos singulares, tales como el origen de una variedad de organelos de las células nucleadas.

Entre los autores más sobresalientes, con programas de investigación bien estructurados, hubo algunos cuyas ideas se asemejan a las modernas. Es posible separarlos en los que pensaron en el origen simbiótico de los cloroplastos y los que pensaron en el de las mitocondrias.

El primer y más antiguo grupo, de origen ruso, se desarrolló académicamente dentro de una tradición de naturalistas estudiosos de la fisiología vegetal y de los líquenes. De ellos, el que más trabajó en la formulación de su hipótesis fue Andrey Sergeevich Famintsyn, quien pensaba que los plástidos de las células vegetales, algas y de varios protistas, descendían de bacterias fotosintéticas que habían establecido una simbiosis celular con sus hospederos. Su modelo se basó en la identificación de la naturaleza dual de los líquenes, es decir, compuestos por dos formas de vida, y en la interacción simbiótica entre algunos cnidarios y los protistas fotosintéticos que albergan: zooclorelas y zooxantelas. Para probar su idea, Famintsyn utilizó un modelo analógico con base en el cual cultivó por separado los componentes fotosintéticos de líquenes y animales; en ambos casos tuvo éxito. Sin embargo, aunque invirtió mucho tiempo en el intento de alcanzar lo que él consideraba la prueba definitiva para cultivar cloroplastos de plantas, nunca logró hacerlo (Khakhina, 1992; Sapp, 1994).

A pesar del arduo y persistente trabajo que Famintsyn realizó, el primero en

publicar sobre el tema, en 1905, fue su compatriota Konstantin Sergeevich Merezhkowsky. Su trabajo inicial fue sobre la morfología de diatomeas y líquenes; pero fue de este último grupo, en combinación con las lecturas de los textos de algunos de los primeros proponentes de la simbiosis celular, que nació su interés en el origen simbiótico de la célula vegetal. Él también creía que bacterias fotosintéticas se habían convertido en los cloroplastos modernos. Merezhkowsky fue más bien un teórico respecto a la simbiosis celular y no llevó a cabo experimentos para demostrarla; fue el creador del término simbiogénesis, concepto con el que quería resaltar la posibilidad de que nuevas especies pudieran surgir por la unión simbiótica de organismos distintos (Khakhina, 1992; Sapp, 1994; Sapp, 2002). Pero unos años después, hacia 1910, Merezhkowsky buscó extender su teoría de simbiogénesis al origen del núcleo celular (Khakhina, 1992).

Ninguno de estos personajes, Famintsyn y Merezhkowsky, logró atraer la atención de otros evolucionistas al tema de la simbiosis celular en su tiempo, ni fue capaz de formar estudiantes en este programa de investigación. De hecho, ambos trabajaron solos sus ideas y cuando se enteraron uno de la existencia del otro, intentaron opacarse mutuamente en una suerte de disputa por la paternidad de la teoría; por supuesto, nunca colaboraron en una investigación o propuesta científica (Khakhina, 1992; Sapp, 1994). En una época temprana, en la que el darwinismo se había propagado exitosamente en Rusia (cf. Adams, 1980), fue un error de estos primeros simbiogenetistas no vincular sus explicaciones de la simbiosis celular con la adaptación de las formas de vida promovida por la selección natural (Khakhina, 1992).

Un tercer simbiogenetista ruso, el también botánico Boris Mikhaylovich Kozo-Polyansky, trató de revivir, al final de la década de 1920 y principios de la de 1930, la teoría del origen simbiótico de los cloroplastos en las células nucleadas fotosintéticas. Esta vez el esfuerzo vino acompañado de un intento por establecer la simbiosis como un factor que promueve la evolución de las especies, cuando la relación mutualista que se establece entre los microorganismos es seleccionada por su valor adaptativo (Khakhina, 1992).

Sin embargo, en esa época las circunstancias académicas e intelectuales habían cambiado en la Unión Soviética. Por un lado el darwinismo, debido a su cercana dependencia del mendelismo, había perdido el respaldo inicial; ahora la genética, por su insistencia en las diferencias individuales, era percibida por el régimen como una ciencia burguesa (cf. Adams, 1980) a la que había que combatir. Por otro lado, la sola posibilidad de que los cloroplastos y cualquier organelo celular fueran una reminiscencia de seres vivos o, peor aún, suponer que pudieran estar vivos, fue objetado en todo el mundo por la teoría celular

endurecida que ya no dejaba espacio para hipótesis alternativas que le restaran fuerza al argumento de que solo la célula completa y perfectamente integrada estaba dotada de vida (cf. Iturbe *et al.*, 2011).

Los pocos científicos darwinistas que quedaban en la URSS, como Alexandr I. Oparin, también veían con sospecha la propuesta de Kozo-Polyansky, pues les parecía un modelo saltacionista que contradecía al gradualismo ortodoxo que había postulado Darwin (Iturbe *et al.*, 2011). *Natura non facit saltum* era una frase de Carolus Linnaeus que Darwin usaba y que dejaba ver perfectamente su posición gradualista con respecto a la evolución.

Nunca hubo condiciones para el florecimiento de una teoría de simbiosis celular en Rusia, ni antes, en la época zarista, ni después de la transformación ideológica de aquella sociedad al comunismo.

El segundo grupo, que proponía exclusivamente el origen simbiótico de las mitocondrias, se componía principalmente de dos personas trabajando en aislamiento en distintos países. El primero de ellos fue Paul Portier, que para 1917 había desarrollado ingeniosamente sus ideas en el Instituto Oceanográfico de Mónaco, con sede en París. Portier se atascó en una larga disputa con la poderosa maquinaria de microbiólogos del Instituto Pasteur debido a que su teoría se basaba en la domesticación de bacterias benignas por las células nucleadas ancestrales. Para Portier era posible pensar que las bacterias no fueran necesariamente patógenas y que, por el contrario, podían ser de utilidad mutualista.

Los discípulos de Pasteur, en cambio, rechazaba cualquier opinión que se opusiera a la teoría pasteuriana de los gérmenes como causante de enfermedades. Incluso Auguste, uno de los famosos hermanos Lumière, dotado de una gran capacidad argumentativa y financiera, atacó duramente la hipótesis de Portier. Aunque Portier jamás se desdijo, terminó acallando su impopular teoría de los microbios simbiotes prácticamente al tiempo que se le otorgaba una largamente anhelada plaza de profesor en la prestigiosa Universidad de la Sorbona (Sapp, 1994).

Por su parte, trabajando en soledad en los Estados Unidos de América, el morfológo animal Ivan Wallin propuso, al final de la segunda década del siglo, la idea de que las mitocondrias eran bacterias simbiotes adaptadas a la vida en el interior de la célula animal. También él se enfrentó con influyentes microbiólogos y citólogos detractores que le exigían pruebas de sus argumentos; el más notable fue E. B. Wilson. Por ese motivo, Wallin pasó años intentado infructuosamente aislar y cultivar mitocondrias de las células animales, y lo que logró fue teñirlas utilizando colorantes para bacterias, por lo que perduró en sus convicciones; y en 1927 dio un paso más y creó el concepto

de simbioticismo, en el que extendió sus ideas simbióticas al origen de los cloroplastos y de las estructuras de movimiento de las células eucariontes, a partir de la incorporación de organismos provenientes de distintos linajes de bacterias. Pero al final, Wallin terminó dejando de impulsar sus ideas por falta de apoyo del gremio científico y por la presión del trabajo administrativo en la Universidad de Colorado (Mehos, 1992; Sapp, 1994).

Sin duda Wallin fue el más incluyente de los primeros simbiólogos en cuanto a la diversidad de estructuras celulares que quiso integrar para apoyar su hipótesis y también el más aventurado de aquellos que pensaron tempranamente en la simbiosis celular como la explicación más importante del proceso evolutivo.

La teoría de endosimbiosis en serie

A principios de los años sesenta, en los Estados Unidos, siendo estudiante de maestría en genética en la Universidad de Wisconsin en Madison, la joven e inquieta Lynn Sagan (apellido de su primer marido) empezó a sentirse atraída hacia ideas marginales para la genética entonces aceptada: la posibilidad de la herencia citoplasmática. En ese programa alternativo de investigación, seguido por escasos genetistas de su época, se argumentaba que los genes no existían únicamente en el núcleo, como lo habían establecido firmemente desde décadas atrás los principales exponentes de la nueva ciencia experimental de la genética mendeliana (Margulis, 1998).

Desde el principio, con la teoría cromosómica de la herencia de Thomas H. Morgan y su grupo de la Universidad de Columbia, se había logrado compaginar la idea de que los factores de herencia mendelianos se albergaban secuencialmente a lo largo de los cromosomas, esas estructuras teñibles en las que se transforma el núcleo cuando la célula se encuentra en división. El extenso trabajo de mapeo de genes que esos investigadores realizaron en los cromosomas de la mosca de la fruta contribuyó a la explicación de la herencia nuclear como la única posibilidad científicamente razonable.

Asimismo, los avances en el estudio de la reproducción sexual permitieron que el grupo de Columbia propusiera que la variación individual darwiniana se debía en parte al intercambio de genes en el fenómeno de entrecruzamiento que se da entre cromosomas homólogos en una etapa de la formación de gametos o meiosis (Bowler, 1983).

Estos desarrollos teóricos fundamentados en hallazgos experimentales se unieron con la teoría celular, básicamente de corte eucarionte y endurecida para entonces (cf. Iturbe *et al.*, 2011), con lo cual se estableció la creencia de que solo el núcleo participaba en los mecanismos de la herencia. Esta

amalgama entre teorías permitió opacar a pensadores disidentes y fundar un sólido monopolio de los genetistas que estudiaban exclusivamente el núcleo celular de manera mendeliana (Sapp, 1994).

Pero los genetistas citoplasmáticos no se dieron por vencidos fácilmente y en varias publicaciones retaron al monopolio nuclear. De una de estas publicaciones Margulis recuerda (Margulis, 1998) haberse convencido por completo de la realidad de la herencia citoplasmática. Se trataba de un experimento de cruces entre plantas con flores que demostraba que el color verde del tallo no se heredaba de manera mendeliana biparental, sino que se debía a la presencia de los cloroplastos que se heredan uniparentalmente.

Después, en sus estudios de doctorado en la Universidad de California en Berkeley, Margulis persistió en su interés por esta teoría y pronto decidió iniciar investigaciones para apoyarla. Al leer ávidamente los estudios contemporáneos y también los más antiguos sobre el tema, se encontró con *The cell in development and heredity*, la obra más influyente de un gran citólogo estadounidense de principios del siglo, E. B. Wilson. En ese libro Wilson vertió sus mayores ataques a las ideas simbioticistas de Wallin, así como sobre otros científicos rusos a quienes, como experto en la microbiología marcadamente pasteuriana de su época, veía igualmente perniciosos. Entre éstos figuraba especialmente Merezhkowsky (Margulis, 1998).

Pero el efecto que tuvo el libro en Margulis fue contrario al que Wilson habría esperado. Ella se adscribió inmediatamente a las ideas simbiogenéticas y buscó probarlas por todos los medios. Guiada por las propuestas antiguas, Margulis desarrolló rápidamente una teoría integral de simbiogénesis, mezcla de las propuestas de Wallin y Merezhkowsky, pero mucho más avanzada, en la que propuso que al menos tres de los organelos celulares eucariontes debieron haberse originado, en este orden, por simbiosis celular: mitocondrias, undulipodios (nombre con el que ella agrupa a los cilios y los mal llamados flagelos eucariontes) y cloroplastos. Así, Margulis siguió la misma suerte de Merezhkowsky en su época: no fue la originadora de la idea, pero sí la que mejor la elaboró.

La siguiente cita de Antonio Lazcano es ilustrativa sobre la adopción y el progreso que Margulis logró en la teoría: “Con una notable perspectiva [Margulis] transformó el concepto de simbiogénesis en una hipótesis detallada y comprobable que se ha desarrollado en un programa de investigación de alcance extraordinario” (Lazcano, 2002: p.xix).

Se podría suponer a la ligera que Margulis estaba en una mejor posición social de apertura científica y discusión académica respecto a sus predecesores simbiólogos; sin embargo, la verdad es que no fue así. Ella estaba enfrentando

simultáneamente a varios bloques de científicos endurecidos y doctrinarios: a los genetistas del núcleo, a los biólogos celulares y a los evolucionistas sintéticos, a todos ella sola y su teoría.

Lo que Margulis tenía a su favor eran las técnicas moleculares de su tiempo, por lo que pronto empezó a probar algunas de sus propias predicciones: si aquellos organelos eran descendientes de bacterias, entonces debían tener un repertorio de genes y, por lo tanto, un metabolismo bacteriano antiguo operando para la expresión de estos. Pronto sus predicciones se vieron confirmadas para mitocondrias y cloroplastos (Margulis, 1998).

En 1964 Margulis ya había desarrollado ampliamente la teoría del origen de la célula eucarionte o mitótica (Margulis, 1998). Escribió su artículo y esperó pacientemente la llegada de una respuesta de aceptación en una larga serie de envíos y devoluciones con los editores de la ortodoxia biológica. Como ya se mencionó anteriormente, la respuesta afirmativa no llegó sino hasta tres años después.

En este trabajo, Margulis (1967, todavía bajo el apellido Sagan) presentó la SET, haciendo la distinción entre células eucariontes y procariontes. Enseguida aclaró que su hipótesis explica el origen de esta discontinuidad entre ambos tipos celulares a partir de una serie específica de endosimbiosis que dio lugar a la célula nucleada, y que también explica el origen de la mitosis.

Argumenta que poco después de la substitución de la atmósfera reductora por una atmósfera oxidante, derivada de la evolución de la fotosíntesis oxigénica en las cianobacterias, tuvo lugar la asociación simbiótica más antigua entre una bacteria respiradora y otra bacteria heterótrofa y anaerobia. La primera habría sido ingerida, pero sin ser digerida ni absorbida por el segundo microbio hospedero. Asimismo, pensó que el resultado de esta fusión habría promovido, de un modo no explicado, la aparición de la membrana nuclear e incluso del retículo endoplásmico. De acuerdo con esta teoría, el establecimiento de aquel microbio simbiote como un protoorganelo en el interior de otro hospedero produjo células ameboides con el típico metabolismo eucarionte de oxidación de azúcares, el cual se añadió a la antigua vía de fermentación anaerobia, lo que les dio gran eficiencia en la formación de moléculas de ATP.

Con la consolidación de esta relación entre microbios procariontes de distintas especies evolucionó una nueva, estructuralmente más compleja, que de acuerdo con varios autores contemporáneos y muy influyentes representó la mayor transición evolutiva en la historia de la biodiversidad (cf. Cavalier-Smith, 1992; Margulis *et al.*, 2000; Mayr, 1990).

En una siguiente endosimbiosis, una bacteria móvil del tipo de las

espiroquetas se habría unido a la relación previa, dando origen a los undulipodios con una estructura de nueve pares de microtúbulos y dos centrales (9(2)+2) en la célula protoeucarionte. En estos heterótrofos “ameboflagelados”, organismos nadadores que podrían perseguir a sus presas, evolucionó la mitosis ancestral, aunque Margulis concede que el proceso fino se pudo haber tardado “millones de años” en consolidarse. Para que esto se lograra, Margulis supone la participación de varias mutaciones que condujeran a la aparición de linajes diferenciados entre estos organismos endosimbióticos: unos que sirvieran exclusivamente como centro para división celular equitativa de la cromatina y otros como cuerpos basales para el undulipodio.

Con esta segunda endosimbiosis apareció la primera especie con las características definidas de los protistas modernos. De esta especie se originó la mayor parte de los grandes linajes eucariontes, incluyendo animales y hongos.

La tercera unión endosimbiótica habría ocurrido cuando algunos individuos de esta especie de organismos nucleados, mitóticos, móviles y con metabolismo oxidativo entraron en contacto con cianobacterias unicelulares a las que también engulleron en su citoplasma, sin digerir, y de las cuales empezaron a aprovechar directamente la producción fotosintética de glucosa.

Con este paso evolutivo se transfirió la autotrofia a varios linajes del dominio de los eucariontes, lo que los liberó de su estrecho margen metabólico nutricional quimioorganótrofo y permitió que nuevos ecosistemas, basados en la producción primaria debido a estas células fotótrofas, se establecieran y eventualmente radiaran, dando gran impulso a la diversidad y probablemente a la multicelularidad y complejidad estructural de los linajes de algas, uno de los cuales, Chlorophyta, dio lugar a las plantas terrestres.

Hongos y animales macroscópicos también debieron haberse diversificado a partir de este evento endosimbiótico en plena sincronía coevolutiva con algas y plantas.

Así, la teoría de endosimbiosis en serie no solo explica el origen de la célula nucleada, mitótica y con organelos, sino que se subdivide y particulariza para explicar el surgimiento de nuevos metabolismos en este linaje de seres vivos y la diversidad biológica de reinos eucariontes de manera vinculada con la adquisición secuencial de los organelos celulares.

A pesar de que Margulis estaba postulando una teoría evolutiva general basada en interacciones biológicas mutualistas para explicar el origen por especiación de varios taxones, deja a la selección natural como la fuerza evolutiva directriz en el proceso, en virtud de la ventaja adaptativa que cada estrecha relación simbiótica confiere a los nuevos organismos integrados.

Asimismo, se apoya secundariamente en las mutaciones como causa alternativa del origen de la variación, al menos concretamente en el proceso de afinamiento gradual y adaptativo de la mitosis.

Las evidencias de la SET

En los años que siguieron, después de la publicación del artículo, ya en su segundo matrimonio (y con un nuevo apellido), Margulis permaneció en casa al cuidado de su hijo, lo que también le brindó la oportunidad de expandir su teoría y darle el formato de un libro que, con problemas, también tardó casi dos años en publicarse. El libro no había gustado, especialmente a los editores, y hubo cierto riesgo de no ser publicado; como ella lo recuerda, fue "...debido a los comentarios y crítica de [el microbiólogo] Max Taylor y otros generosos colegas que la... teoría prevaleció" (Margulis, 1998:p. 30). Así, en 1971, apareció el primer libro moderno sobre una teoría de simbiogénesis: *Origin of eukaryotic cells*.

Ciertamente, con esa segunda publicación, Margulis atrajo lentamente la atención de algunos científicos, a la vez que permitió que la SET llegase a un público más amplio de estudiantes de varias áreas de las ciencias biológicas, que con el tiempo se volvieron influyentes. Pero eso no significa que la teoría haya sido aceptada de inmediato. ¿Por qué no tuvo en aquellos años la fuerza con la que ahora se le identifica? Definitivamente no fue por falta de pruebas.

Como se ha mencionado, entre las evidencias más fehacientes e incontrovertibles de que en verdad ocurrieron algunos de los pasos evolutivos que Margulis argumenta en la SET, está el hecho de que mitocondrias y cloroplastos presentan un genoma propio. Estos genomas contienen genes que secuenciados son más parecidos a los de las bacterias; concretamente, los genes mitocondriales son más parecidos a los de bacterias respiradoras del grupo de las proteobacterias alfa, mientras que los genes de los cloroplastos vegetales exhiben mayor parecido con los genes de las cianobacterias.

Las mitocondrias de todas las formas de vida tienen la mayoría de los componentes esenciales de los sistemas de traducción bacteriana: genes de DNA que codifican para la síntesis de RNA mensajeros, RNA de transferencia y ribosomas (Margulis y Dolan, 2002). En cambio, los RNA ribosómicos de la mitocondria fueron transferidos tempranamente al núcleo en la evolución del organelo. Los cloroplastos son similares, también contienen genes, ribosomas y albergan un metabolismo único en su interior.

Otra prueba del origen simbiótico de las mitocondrias es la sensibilidad que muestran los ribosomas de estos organelos a los antibióticos (Margulis y Dolan, 2002) con los que se combate a muchas especies de bacterias patógenas Gram

negativas. La diana de los antibióticos dirigido a estos microbios es el ribosoma bacteriano. Proteobacterias y cianobacterias son organismos que se tiñen precisamente de manera negativa.

Asimismo, mitocondrias y cloroplastos se dividen asexualmente por bipartición de manera independiente y previa a que ocurran las divisiones celulares mitótica y meiótica de sus hospederos. La estructura membranosa de ambos organelos es compatible con una modificación adaptativa de las membranas plasmática y externa de las bacterias gracilicutes. Incluso el tamaño de las bacterias que se plantean como grupos hermanos codescendientes y de los organelos en cuestión son similares.

En cambio, no hay las mismas evidencias duras para apoyar la hipótesis de la endosimbiosis ancestral con una bacteria del tipo de las espiroquetas que haya dado lugar al undulipodio. No se ha hallado DNA, ni metabolismos autónomos o reproducción independiente de este organelo con respecto de la célula nucleada. De hecho, buscando inversamente rasgos eucariontes en las espiroquetas, tales como la estructura microtubular o la proteína que la origina, el resultado también ha sido negativo (Margulis, 1998).

En todo caso, hay suficientes pruebas para dar por válidos al menos dos de los tres pasos de la SET. “Hay una abrumadora cantidad de evidencias que demuestran sin lugar a dudas que la endosimbiosis fue la principal fuerza evolutiva que subyació al origen de los eucariontes” (Lazcano, 2002: p. xviii). Luego, nunca fue un problema de inconsistencia argumentativa o falta de pruebas, sino el reto que Margulis estaba haciendo a varios grupos de científicos ortodoxos de la época.

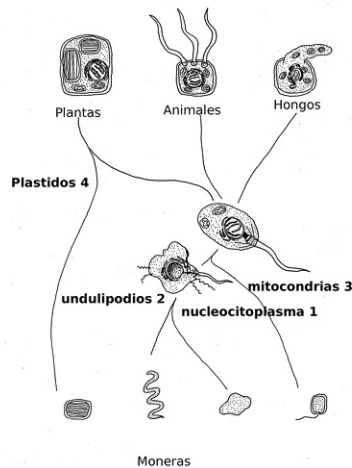
La transformación intelectual de la SET

La SET no permaneció estática con respecto a la propuesta original de la década de 1960. Nuevas publicaciones de Margulis a lo largo de las tres décadas siguientes empezaron a variar en los detalles de los pasos evolutivos que presuntamente formaron las especies que originaron a los grandes taxones eucariontes.

Por ejemplo, en la segunda edición de *Symbiosis in cell evolution* (1993), Margulis invierte los dos primeros pasos de la teoría. Esta vez asume que el undulipodio fue el primer organelo eucarionte surgido de una fusión simbiótica. Pero ahora utiliza como modelo de la primera célula procarionte hospedera a una arquea similar a las del género *Thermoplasma*, principalmente por el ambiente anaerobio que estos organismos habitan, así como por su falta de pared celular, lo que le da un aspecto ameboide. La contraparte simbiótica, una espiroqueta, no se ve modificada en esta

actualización. El origen de la mitosis también permaneció intacto en esta nueva propuesta de fusión. De esta manera, el segundo paso de la SET es ahora el que dio lugar a la mitocondria y el tercero, sin cambios, al cloroplasto (figura2).

Figura 2. La última modificación a la SET, que involucra una hipótesis de fusión para el origen del cariomastigote y dos endosimbiosis en distintos momentos de la evolución de la vida eucarionte para dar lugar a mitocondrias y cloroplastos. Modificado de Margulis (1998).



La inclusión de una arquea en esta modificación a la propuesta se vio reforzada por el hallazgo, cada vez más frecuente, de genes identificables con organismos del dominio Archaea, presentes en el genoma nuclear. Asimismo, en el caso de los genes eucariontes que se identifican con las bacterias se da por hecho que fueron producto de la transferencia horizontal de la mitocondria al núcleo.

Adicionalmente, Margulis ha estado buscando modelos analógicos de interacciones biológicas entre microbios modernos, con la finalidad de contrastar la plausibilidad de los pasos propuestos en la SET. Uno de estos modelos le permitió replantear la propuesta del origen del nucleocitoplasma a partir de una etapa inicial en la primera hipótesis de fusión simbiótica, que ella denomina *Thiodendron*, basada en consorcios microbianos detectados en distintas partes del mundo. Utiliza el nombre de este género, pero advierte que no se trata de verdaderos organismos individuales, sino de una asociación ectosimbiótica en sintrofia basada en el azufre. Los compañeros simbiotes de esta relación nutricional son espiroquetas anaerobias aerotolerantes y proteobacterias delta del género *Desulfovibrio*. Sólo que para adecuar este modelo de interacción biológica a su reforma al primer paso de la SET, sustituyó a las bacterias del género *Desulfovibrio* por arqueas de *Thermoplasma* (Margulis, 2000).

Margulis sugiere que la estrecha interacción entre los organismos del consorcio dio lugar a una segunda etapa de integración y transformación evolutiva que ahora llama cariomastigonte, es decir, un organismo unicelular con núcleo y uno o más undulipodios unidos físicamente a esta estructura genética por el cinetosoma y perfectamente recubiertos por membrana celular en toda su longitud. Este habría sido el origen del taxón eucarionte en sus características más elementales, un sistema celular análogo a los modernos protistas amitocondriados (Margulis, 2000).

En contraste con su modelo sintrófico para el origen del cariomastigonte nucleado, en *Early life* (2002), Margulis ya no habla de interacción casual inicial, seguida de mutualismo, para explicar el origen de la mitocondria. Ahora argumenta que la interacción fue directamente una de explotación. Supone que una proteobacteria igualmente aerobia, del tipo de las depredadoras intracelulares del género *Bdellovibrio*, se quedó atrapada en el ambiente citoplasmático del ancestro protista (que ella llama arqueprotista), consumiendo moderadamente recursos del hospedero, a la vez que le reintegraba enormes cantidades de ATP. Es decir, la relación pasó de depredación a codependencia mutualista.

Además, plantea que esta endosimbiosis ocurrió solo en uno de muchos linajes de la especie hospedera, de tal manera que no todos los grupos biológicos eucariontes heredaron la mitocondria. A la fecha, ella considera que los varios taxones de protistas amitocondriados, que generalmente se agrupan independientemente en las ramas más basales del árbol de la vida, construidos con los genes de rRNA 16/18 S, nunca tuvieron mitocondria, contrario a las pruebas genéticas que sugieren más bien una pérdida secundaria de esta estructura, como probable consecuencia de la invasión por separado de hábitats anóxicos.

Lo cierto es que en los textos más recientes de Margulis (cf. Margulis, 1998) se puede distinguir, aunque no muy claramente, entre una hipótesis de fusión de genomas, que presuntamente involucró a la espiroqueta y al organismo tipo *Thermoplasma* para formar el cariomastigonte, y dos hipótesis de endosimbiosis posteriores con bacterias aerobias, por un lado, y cianobacterias por el otro. Aunque la consolidación de la endosimbiosis implica la transferencia evolutiva de genes del endosimbionte hacia el núcleo, incluye otra peculiaridad: dejan un organelo celular con un genoma propio, cierta autonomía reproductiva, biosintética y metabólica.

Margulis minimiza esta posible diferencia entre procesos hiptéticos generadores de novedades evolutivas argumentando que se trata solo de etapas de un mismo proceso de integración genómica y no de dos procesos

independientes. En integración total, no sería fácil rastrear la historia evolutiva por haberse perdido los genes y otras características del endosimbionte, en este caso del undulipodio.

Partiendo del éxito que ha tenido al demostrar el origen endosimbiótico de mitocondrias y cloroplastos, así como por las evidencias obtenidas de los modelos microbianos analógicos, Margulis proclama que es posible encontrar exactamente el grupo taxonómico en donde se ubicarían los organismos que participaron inicialmente en su hipótesis de fusión. Ella cree que podría llegar a conocer a los cuatro ancestros individuales que se originaron de la célula eucariote mitótica, móvil, respiradora y fotosintética. Por ello propuso, como programa de investigación, buscar genes nucleares entre la diversidad de espiroquetas (Margulis, 1998).

Aun dando la hipótesis por válida, y siendo optimistas, es difícil creer que Margulis tendrá éxito también en este pequeño programa de investigación para intentar explicar el origen del núcleo por la fusión de organismos de distintas ramas evolutivas. Al querer encontrar ancestros tan específicos la situación podría complicarse, tendría que considerar la posibilidad de que los organismos codescendientes de los undulipodios ya no existan. ¿Por qué los cuatro grupos biológicos de ancestros tendrían que componerse de especies vivientes? La extinción también es un fenómeno natural.

Peor aún, ella tendría que considerar seriamente la hipótesis alternativa que se desprende de la filogenia de los tres dominios: que el componente genético típicamente eucariote es al menos tan antiguo como el de las Archaea y su origen es explicable por el patrón de ramificación darwiniano de ancestros y descendientes.

La SET y la clasificación universal de la biodiversidad

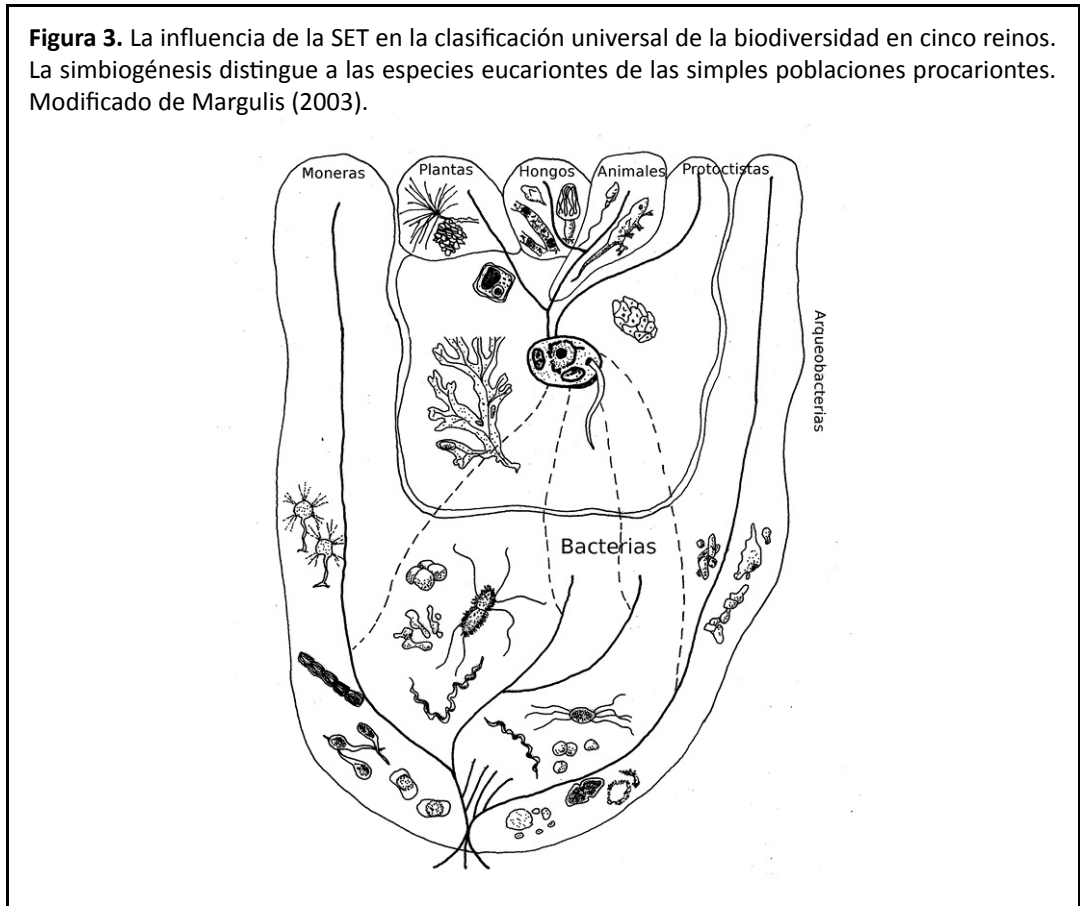
Por otra parte, Margulis ha hecho una aplicación importante de la SET en la defensa del sistema de clasificación de la biodiversidad en cinco reinos. Partiendo de la distinción de los dos tipos celulares (procarionte y eucariote) del oceanólogo suizo Edouard Chatton, sostiene que la gran diferencia evolutiva entre estos dos taxones gigantes se debe a que las bacterias evolucionan a la manera darwiniana, o mejor dicho, fisheriana o sintética de mutación-selección, mientras que los eucariotes lo hacen por simbiogénesis (Margulis, 1996).

Margulis insiste en que a pesar de las diferencias en la secuencia del rRNA, contenido de proteínas y habilidades metabólicas, bacterias y arqueobacterias (como ella las llama) son células con estructura procarionte; bacterias a fin de cuentas. Asimismo, aclara que estas células carecen del sistema genético

estructural que subyace a la herencia mendeliana: el núcleo. Por estas razones, Margulis considera que el taxón Prokarya es un grupo natural y se debe ubicar en la categoría más alta posible, a manera de un superreino o dominio.

Del mismo modo, como todos los eucariontes descienden de un mismo evento evolutivo a partir de la primera fusión genómica de al menos dos células procariontes, corresponden también a un grupo natural multirreinos: Eukarya (Margulis, 1996; 1998) (figura 3).

Figura 3. La influencia de la SET en la clasificación universal de la biodiversidad en cinco reinos. La simbiogénesis distingue a las especies eucariontes de las simples poblaciones procariontes. Modificado de Margulis (2003).



Incluso esta excesiva confianza que Margulis deposita en la SET la obliga a sostener que solo los seres eucariontes formados por simbiogénesis pueden agruparse naturalmente como especies.

Mientras reconoce que una especie se distingue con base en características morfológicas, no está de acuerdo en diagnosticar especies tomando aquellos caracteres que se originaron por la separación de ramas evolutivas, es decir, sinapomorfías. Desde su punto de vista los verdaderos caracteres son los distintos tipos de organismos que se encuentran interactuando en simbiosis con un hospedero a manera de un gran consorcio biológico; por ejemplo, una

vaca (Margulis y Sagan, 2002).

De acuerdo a este argumento, la vaca (*Bos taurus*) no es vaca por sus caracteres fenotípicos particulares, sino por las interacciones sintróficas que se establecen en el microhábitat que se forman en el interior y exterior de su organismo. ¿Qué pasaría a la vaca si eliminásemos la microbiota de su rumen e intestinos? La consecuencia sería fatídica. En tanto que estas interacciones son vitales y características distintivas del consorcio, se deben utilizar para reconocerla como una especie.

Por el contrario, como las células procariontes no surgieron por simbiogénesis, y su evolución es como lo predijo la teoría sintética, Margulis piensa que no forman especies (Margulis y Sagan, 2002). Sin duda, esta es una derivación débil de sus ideas simbiogénicas.

Uno bien le podría preguntar que si los procariontes no forman especies, con base en qué distingue a las poblaciones de arqueas metanógenos u otros taxones procariontes interactuando en el interior de la vaca.

Si las especies son pequeños linajes de formación reciente, que se estructuran en poblaciones y que se distinguen con base en características, no debería importar si estas últimas son derivadas del ancestro o adquiridas por simbiosis. Son características que a fin de cuentas nos indican que a partir de su aparición en cierto momento en el pequeño linaje, la especie surgió, es decir, hubo especiación.

Incorporación de otras explicaciones marginales a la SET y a la hipótesis de fusión de genomas

Margulis ha estado coqueteando desde hace un par de décadas con hipótesis todavía más marginales que la simbiosis celular y la simbiogénesis. Desde los años noventa del siglo XX ha dicho que la SET es la teoría de la “herencia de los simbiontes adquiridos” (Margulis, 1993; Margulis y Sagan, 2002). Asociar su ideas, de por sí marginales, con una de las leyes de Jean Baptiste de Lamarck no es, definitivamente, la mejor estrategia para convencer a sus detractores.

Como el origen de mitocondrias y cloroplastos está perfectamente probado y aceptado, Margulis piensa que puede levantar el polvo de la vieja teoría lamarckiana; quizás debería ser más cautelosa y valorar que la SET completa no goza del mismo apoyo social. Mezclar dos teorías impopulares puede ser particularmente destructivo.

Por otra parte, y seguramente animada por su hipótesis de fusión de genomas para el origen del cariomastigonte, Margulis ha estado buscando apoyar a otros científicos que, ya iniciado el siglo XXI, siguen estando marginados.

Uno de ellos, Donald Williamson, de la Universidad de Liverpool, asegura haber presenciado resultados experimentales que demuestran la posibilidad de hibridación exitosa y estable entre organismos de especies muy distantes filogenéticamente, tales como un cordado y un erizo de mar (Margulis y Sagan, 2002).

A partir de esto, Williamson propone que la forma juvenil de oruga que se presenta en el desarrollo embrionario de mariposas, polillas y otros grupos de insectos voladores pudo haber evolucionado de la hibridación temprana entre los ancestros de estos insectos, con organismos del taxón de los onicóforos, organismos con desarrollo directo y un cuerpo similar al de un gusano. De acuerdo con esta hipótesis, la integración de los genomas producto de estas cruces sexuales no habría sido del todo completa, por lo que ambos genomas expresan sus genes de modo parcial y secuencialmente en el desarrollo. Así, el cuerpo de oruga en cada taxón de insecto se debería a la expresión inicial y dominante de los genes del viejo genoma onicóforo, mientras que el comienzo de la metamorfosis para dar lugar a los individuos adultos obedecería a la expresión del genoma ancestral de los insectos (cf. Margulis y Sagan, 2002; Williamson, 2009).

A este mecanismo hipotético de fusión de genomas por reproducción sexual Williamson lo bautizó como hibridogénesis (Williamson, 2009). Si bien la hipótesis es contrastable empíricamente, y en caso de ser incorrecta fácilmente desechable como lo exige la propuesta epistemológica popperiana, lo cierto es que su publicación ha causado ruido por violar el principio sintético de las especies como unidades sexualmente aisladas.

Nuevamente, aquí la asociación de las ideas simbiogénicas de Margulis con estas otras hipótesis marginales no le deja en buena posición a los ojos de los evolucionistas sintéticos, que a pesar de muchos esfuerzos de científicos críticos siguen siendo la masa dominante en la biología.

A pesar de todas estas manifestaciones en favor de ideas marginales, viejas y nuevas, no se puede concluir que Margulis se esté volviendo radical o extremista. En realidad ella siempre ha sido radical. Siempre ha vivido al margen de las teorías biológicas sólidamente establecidas. Es experta en vivir a contracorriente, siempre cuestionando, debatiendo y criticando las ideas aceptadas por la mayoría. Todo un modelo de actitud científica que sería apropiado imitar.

Aun así, Margulis ha dicho estar dispuesta a reconocer si se hubiera equivocado con la teoría de la simbiogénesis (Margulis 1998); claro está, una vez que agote las posibilidades empíricas de tener éxito en la búsqueda de los ancestros del cariomastigonte que predice la SET. Pero como no se ve que

Margulis se vaya a cansar de seguir investigando y argumentando sus ideas a corto plazo, tal vez esta esperanza de algunos nunca se vuelva realidad.

Sobre la primicia de la SET

La palabra simbiogénesis de Merezhkowsky se ha vuelto lugar común y ha sido adoptada en las publicaciones de Margulis al menos desde la década de 1980. Las modificaciones a la SET vinieron acompañadas de un esfuerzo serio de Margulis por recuperar la historia de los primeros autores de la simbiosis celular.

Lo anterior la llevó a Moscú siguiendo el rastro de Merezhkowsky. Sin embargo, recuperar la información fue más fácil de lo que ella pensó. Previo a una conferencia que iba a impartir le fue entregado en mano un trabajo extenso, escrito en ruso, realizado por una historiadora de la biología, L. N. Khakhina, quien desde unos años antes ya había rescatado el capítulo perdido de los simbiogenetistas rusos (Margulis y McMenamin, 1992). Margulis encargó la traducción del trabajo al inglés, le dio formato de libro y en coautoría elaboró una presentación. Como apéndice también agregó un trabajo historiográfico que describía el trabajo intenso de Wallin en su aislamiento en los Estados Unidos (cf. Khakhina, 1992).

Margulis siempre fue clara con el origen de las ideas simbiogenéticas. Desde el principio estableció que no fue la creadora, sino una seguidora de estas propuestas antiguas. Como señaló Juli Peretó (2003:p. 17) “La honestidad intelectual de Margulis la ha llevado a reivindicar el papel de los científicos que, en el primer tercio del siglo XX, ya pensaban en la simbiosis como explicación del origen de los orgánulos eucarióticos [sic]”. Sin embargo, como se ha mencionado, su aportación al crecimiento de la propuesta y la promulgación de la SET, junto con su validación científica, ha sido única.

Es encomiable la resistencia que ha mostrado Margulis para no caer en el clásico chovinismo estadounidense, por lo que no resaltó con mayor vehemencia el papel de Wallin en su propia conversión a las ideas de simbiosis celular, aun cuando, de todas las propuestas antiguas, fue precisamente la de Wallin la que más se parece a la de Margulis; incluso más que la de Merezhkowsky.

¿Representa la simbiogénesis una revolución en la biología?

Desde el punto de vista de las revoluciones científicas de Kuhn, la simbiogénesis no representó una revolución en tanto que no suplantó el paradigma darwiniano de la selección natural como causa principal de la evolución. Pero como es una hipótesis temeraria y metodológicamente falsable

que, con base en las evidencias, los experimentos y los modelos analógicos se ha ganado un lugar respetable entre muchos evolucionistas. Como ya se mencionó, no toda la SET ha sido verificada, incluso podría no verificarse por completo jamás; pero el proceso ecológico de endosimbiosis como factor evolutivo, sí.

Aunque no es una revolución, la SET obviamente está generando reflexión, consideraciones serias y críticas para la teoría sintética de la evolución que, pese a todo su progreso, no hace mucho esfuerzo por integrarla a su marco conceptual general.

Recapitemos la historia de Margulis en la década de 1960: una joven estudiante de posgrado en genética, sumida en ecología microbiana e interacciones biológicas, que pretende explicar fenómenos evolutivos, es decir, una bióloga microevolutiva. Sin embargo, orienta sus explicaciones al origen de especies, organelos celulares, taxones de alta jerarquía y novedades evolutivas; dicho de otra manera, una bióloga macroevolutiva. Margulis rompió las reglas del *Establishment* y traspasó los límites de las explicaciones ecológicas funcionales y aparentemente las llevó a explicar la clase de problemas que se incluyen tradicionalmente en la macroevolución, de los cuales se apoderaron los biólogos historicistas.

Además Margulis fue dejando paulatinamente de lado a la selección natural como fuerza directriz del proceso evolutivo al favorecer adaptativamente las relaciones mutualistas. Su confianza en la endosimbiosis como proceso que conduce a la evolución o simbiogénesis empezó a crecer conforme fue modificando la versión original de la SET. Con el tiempo ha rechazado a la selección natural como la principal causa de la especiación, aunque no niega que juegue algún papel en la adaptación al interior de las poblaciones. Margulis se considera a sí misma darwinista, en el sentido más general del término, pero neodarwinista, es decir, sintética, jamás. Incluso ha rechazado que la simbiosis sea una relación mutualista (Margulis y Sagan, 2002).

Esta rebeldía intelectual la puso necesariamente en contra de la teoría sintética y la forzó a presentar una gran teoría general de evolución por simbiogénesis, con explicaciones amplias e incluyentes, en franca oposición al neodarwinismo. Muchos pecados para una sola persona.

Pero si se analiza y evalúa con cuidado, su teoría de simbiogénesis es en realidad una teoría primariamente de especiación. Que las especies formadas de acuerdo a dos pasos verificables de la SET (el segundo y el tercero) tengan la consecuencia de resultar a largo plazo en el origen de varios taxones eucariontes con nivel de reino, es sólo circunstancial. En realidad no hay diferencias entre micro y macroevolución, como ya lo habían advertido, solo de

palabra, los evolucionistas sintéticos de antaño.

El proceso de diversificación evolutiva de la vida, que se puede observar por el método filogenético, es solo producto de la especiación consecutiva dentro de los linajes que perduran en el tiempo. No hay mecanismos independientes y desconocidos para formar novedades evolutivas y grandes taxones. La diversificación de las ramas del árbol de la vida obedece a una serie de especiaciones consecutivas y frecuentes que van marcando un patrón observable a gran escala en el registro fósil. Luego, no hay evolución filética. De hecho, la adaptación continua de una población mendeliana al ambiente cambiante no conduce a especiación en un linaje, a no ser que no se fragmente y deje subpoblaciones aisladas. No existe la anagénesis.

La teoría sintética no va a perdurar en su forma actual. Margulis tiene razón: el modelo sintético de mutación-selección, solo explica la evolución entre las especies procariontes y es posible que también entre las especies eucariontes de reproducción estrictamente asexual. Sin embargo, este proceso debe estar aconteciendo necesariamente respaldado por el fenómeno de transporte horizontal de genes, común en la naturaleza, el cual explican en forma admirable Antonio Lazcano y Arturo Becerra.

Pero la especiación entre las formas eucariontes mendelianas (sexuales) se puede explicar principalmente y mejor, de acuerdo con una versión modificada de la teoría del balance cambiante en la evolución del genetista de poblaciones estadounidense Sewall Wright. En esta nueva versión, que intentamos desarrollar mis estudiantes y yo, se incorporan algunos aspectos de la teoría sintética, mientras que otros, los más, se rechazan.

El fenómeno ecológico de endosimbiosis entre organismos de distintas especies que conduce a la simbiogénesis, expresado por Lynn Margulis en la SET, es un factor evolutivo auxiliar y potenciador de la especiación, perfectamente compatible con la nueva versión de la gran teoría marginada de Wright.

58 Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.

Referencias

- Adams M. B. (1980, 1998). Sergei Chetverikov, the Kol'tsov Institute, and the evolutionary synthesis. En: Mayr E. y W. B. Provine. *The evolutionary synthesis*. Harvard University Press, Cambridge.
- Bowler P. J. (1983). *The eclipse of Darwinism*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Cavalier-Smith T. (1992). Bacteria and eukaryotes. *Nature* 356: 570.
- Erwin D. H. (2000). Macroevolution is more than repeated rounds of microevolution. *Evolution and Development* 2 (2): 78-84.
- Goldschmidt R. (1940). *The material basis of evolution*. Yale University Press, New Heaven. Citado en: Simpson, G. G. (1984, 1944). *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, New York.
- Gould S. J. (1980, 1998). G. G. Simpson, paleontology, and the modern synthesis. En: Mayr E. y W. B. Provine. *The evolutionary synthesis*. Harvard University Press, Cambridge.
- Iturbe U., Peretó J. y A. Lazcano (2011a) Protoplasmic research and microbial endosymbiosis. (En preparación).
- Khakhina L. N. (1992) *Concepts of symbiogenesis*. A historical and critical study of the research of Russian botanists. Yale University Press, New Heaven.
- Lazcano A. (2002). Presentación al texto de Margulis L. y M. F. Dolan (2002). *Early life. Evolution on the precambrian Earth*. Jones and Bartlett, Sudbury.
- Margulis L. (1981, 1993). *Symbiosis in cell evolution*. W.H. Freeman, New York.
- Margulis L. (1996). Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukarya: phylogenetic classification of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93:1071-1076.
- Margulis L. (1998). *Symbiotic planet. A new look at evolution*. Basic Books, New York.
- Margulis L. (2003). Una enfermedad llamada hombre. En: Peretó J. (ed) *Lynn Margulis. Una revolución en la evolución*. Universitat de València, Valencia.
- Margulis L. y M. F. Dolan (2002). *Early life. Evolution on the precambrian Earth*. Jones and Bartlett, Sudbury.
- Margulis L., Dolan M. F. y R. Guerrero. (2000). The chimeric eukaryote: origin of the nucleus from the karyomastigont in amitochondriate protists. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97: 6954-6959.
- Margulis L. y M. McMenamin, eds. (1992) Editor's introduction p. xv-xxi. En: Khakhina L. N. *Concepts of symbiogenesis*. A historical and critical study of the research of Russian botanists. Yale University Press, New Heaven
- Margulis L. y D. Sagan (2002). *Acquiring Genomes. A theory of the origin of species*. Basic Books, New York.

- Margulis L. y K. Schwartz (1998). *Five Kingdoms: An illustrated guide to the phyla of life on earth*. W. H. Freeman & Company, New York.
- Mayr E. 1990. A natural system of organisms. *Nature* 348: 491.
- Mehos D. C. (1992) Ivan E. Wallin and his theory of symbiogenesis. Apéndice a Khakhina L. N. *Concepts of symbiogenesis. A historical and critical study of the research of Russian botanists*. Yale University Press, New Heaven.
- Peretó J. (2003) *Laudatio* académica de la doctora Lynn Margulis. En: Peretó J. (ed) *Lynn Margulis. Una revolución en la evolución*. Universitat de València, Valencia.
- Sagan L. (1967) On the origin of mitosing cells. *Journal of Theoretical Biology* 14:225-274.
- Sapp J. (1994) *Evolution by association. A history of symbiosis*. Oxford University Press, New York.
- Sapp J. (2002) Symbiogenesis: the hidden face of Constantin Merezhkowsky. *History and Philosophy of Life Sciences* 24:413-440.
- Simpson G. G. (1984, 1944). *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, New York.
- Soler M. (2002). La evolución y la biología evolutiva. En: Soler, M. (editor) *Evolución. La base de la biología*. Proyecto Sur de Ediciones, Madrid.
- Williamson D. I. (2009). Caterpillarsevolved from onychophorans by hybridogenesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106: 19901-19905.

Macroevolución

El término macroevolución fue acuñado por el genetista soviético Yuri Filipchenko en 1927, para referirse a una clase de procesos hereditarios citoplasmáticos, que desde su punto de vista eran responsables de la generación de grupos taxonómicos supraespecíficos. Filipchenko fue quien introdujo a Theodosius Dobzhansky al estudio de la herencia mendeliana usando como modelo a las moscas de la fruta llevadas a la URSS por Hermman J. Müller. Por ello, Dobzhansky fue el primero en emplear el término macroevolución, en 1937, y su diferencia conceptual con la llamada microevolución en el mundo angloparlante (cf. Erwin, 2000). Por su parte, el genetista Alemán Richard Goldschmidt (1940) postuló la existencia de procesos genéticos macroevolutivos en el desarrollo embrionario de los animales, que daban lugar a grandes cambios morfológicos transcurrida una sola generación: los tristemente vituperados "monstruos esperanzados". Se llegó a asociar tanto a Goldschmidt con la idea de macroevolución, que incluso otro sintético de alto rango, George Gaylord Simpson, le atribuyó el origen de la palabra (Simpson, 1944).

Simbiosis

El término simbiosis fue creado en 1873 por Anton de Bary para referirse a un tipo de interacción biológica en el que organismos de dos especies distintas viven juntos.

Simbiogénesis

El término simbiogénesis fue creado por Konstantin Sergeevich Merezhkowsky en 1905. Con

este concepto se refería al origen de nuevos organismos por la unión de individuos de distintas ramas evolutivas.

Actualmente el concepto se ha hecho más amplio y significa el origen de novedades evolutivas, nuevas especies y taxones superiores por simbiosis entre organismos de distintos linajes evolutivos. Las simbiosis celulares propuestas en la teoría de endosimbiosis en serie para explicar el origen de la célula eucarionte son ejemplo de simbiogénesis.

Teoría sintética de la evolución

El término *síntesis moderna*, de donde se desprende el término *teoría sintética de la evolución*, fue propuesto por Julian Huxley en 1942 para indicar la fusión entre la teoría de la selección natural como causa principal de la evolución y las explicaciones hereditarias de la genética mendeliana; particularmente que la variación individual sobre la que opera la selección se debe a mutaciones y recombinación meiótica.

Sostengo que la mayoría de los biólogos modernos son sintéticos, no porque se identifiquen como adeptos a la *síntesis*, sino porque cuando ofrecen explicaciones evolutivas para cualquier grupo biológico, lo hacen siempre de manera sintética: por mutación-selección, que conduce primero a adaptación y después a evolución filética de especies sexualmente aisladas.

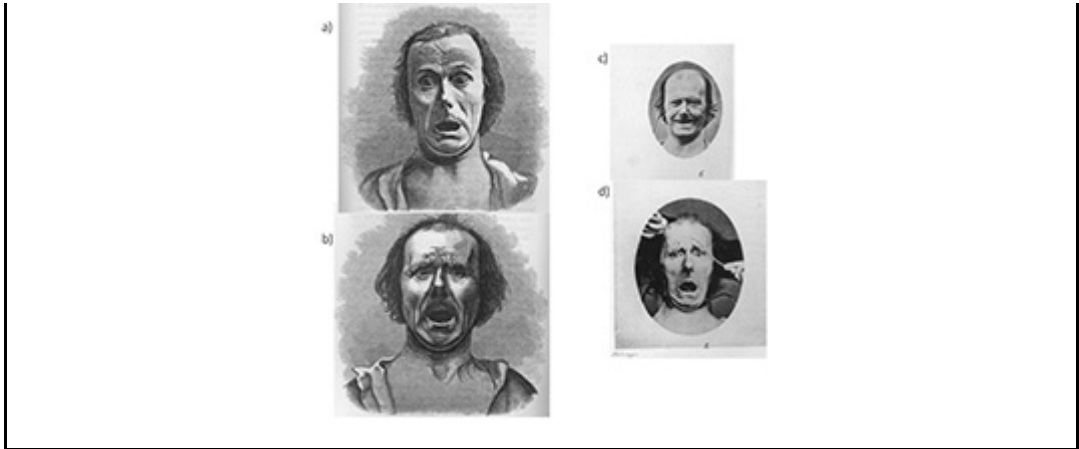
EVOLUCIÓN DEL COMPORTAMIENTO

Constantino Macías García y Alejandra Valero⁵⁹

Breve bosquejo histórico de la etología

El estudio biológico del comportamiento o conducta animal se inició solamente después de que se aceptó que la conducta es un rasgo fenotípico más, sujeto por tanto a los mismos procesos evolutivos a los que está sujeto cualquier atributo de los organismos. Como en muchos otros campos de la biología moderna, el impulso inicial para el estudio del comportamiento desde un punto de vista naturalista lo proporcionó Darwin en forma resumida en su obra más popular (1859), y de manera más extensa en sus trabajos sobre domesticación (1868), selección sexual (1871) y comunicación (1872). En este último, Darwin utilizó ingeniosamente el reciente descubrimiento de la galvanización para mostrar que las expresiones faciales de los humanos, que normalmente reflejan emociones, pueden evocarse mediante la aplicación de corrientes eléctricas en puntos particulares de la cara. Las fotografías que Darwin publicó comparando la expresión evocada voluntariamente por un actor, con la expresión inducida mediante impulsos eléctricos (Figura 1) constituyen evidencia de que un atributo conductual tiene una base física. Ahora bien, si la emoción, ese estado de ánimo subjetivo, provoca normalmente la expresión, entonces ella misma –la emoción– es probablemente también un fenómeno físico.

Figura 1. Darwin estableció las bases biológicas de las emociones humanas al relacionarlas con procesos fisiológicos como la contracción involuntaria de algunos músculos faciales (a y b). Una de las pruebas que ofreció fueron los resultados de los estudios de galvanismo (c y d) realizados en aquella época, los cuales mostraban que al aplicar descargas eléctricas en regiones específicas de la cara era posible provocar la expresión facial correspondiente a las emociones descritas, a: terror, b: terror y agonía. Tomado de Darwin (1872).

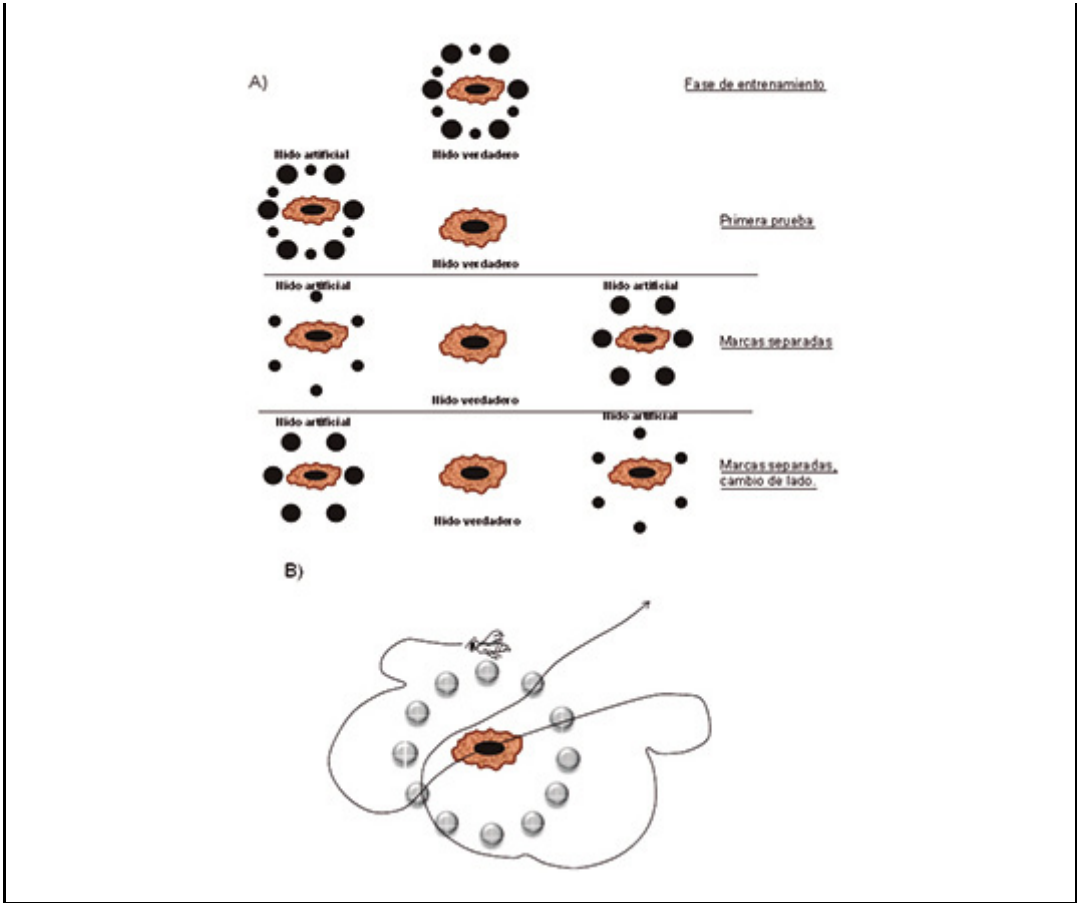


El estancamiento que experimentó el estudio biológico del comportamiento a finales del siglo XIX y principios del XX coincidió con el desarrollo de la psicología, tanto clínica (impulsado en parte por los trabajos de Freud) como experimental, cuyo pionero más destacado fue Pavlov. Este último describió en la última década del siglo XIX el proceso de aprendizaje que conocemos como reflejo condicionado, el cual se convirtió en una poderosa herramienta para estudiar tanto el aprendizaje como las capacidades sensoriales de los animales. Las escuelas generadas por ambos académicos, aunque distintas en objetivos, enfoques y metodologías, coincidían en privilegiar el papel del aprendizaje en el comportamiento de los animales –o humanos–, ya fuese postulando que las experiencias traumáticas experimentadas en etapas tempranas determinan en buena medida la personalidad adulta (Freud), o bien proponiendo que la conducta normal es solamente la expresión de una serie de actos condicionados durante el desarrollo (postura que cultivaron los psicólogos conductistas durante buena parte del siglo XX). Tales explicaciones de la conducta, al no requerir –o incluso negar– la ocurrencia de conducta innata o congénita, desalentaron el estudio naturalista del comportamiento. En efecto, si las variaciones observadas en el comportamiento animal se debían exclusivamente al desarrollo, entonces no era el comportamiento un sujeto de estudio pertinente para los evolucionistas.

Esta situación empezó a cambiar en el periodo que medió a las dos grandes guerras del siglo XX, cuando una serie de investigadores, principalmente europeos, entre quienes destacan los austriacos Konrad Lorenz y Karl Von Frisch y el holandés Nikolaas (Niko) Tinbergen, quienes incorporaron explícitamente la teoría evolutiva en sus estudios del comportamiento animal. Además de enmarcar sus observaciones en un contexto evolutivo, los investigadores de esta corriente, a la que se denominó Etología, privilegiaron el estudio del comportamiento que ocurre naturalmente. En contraste con los

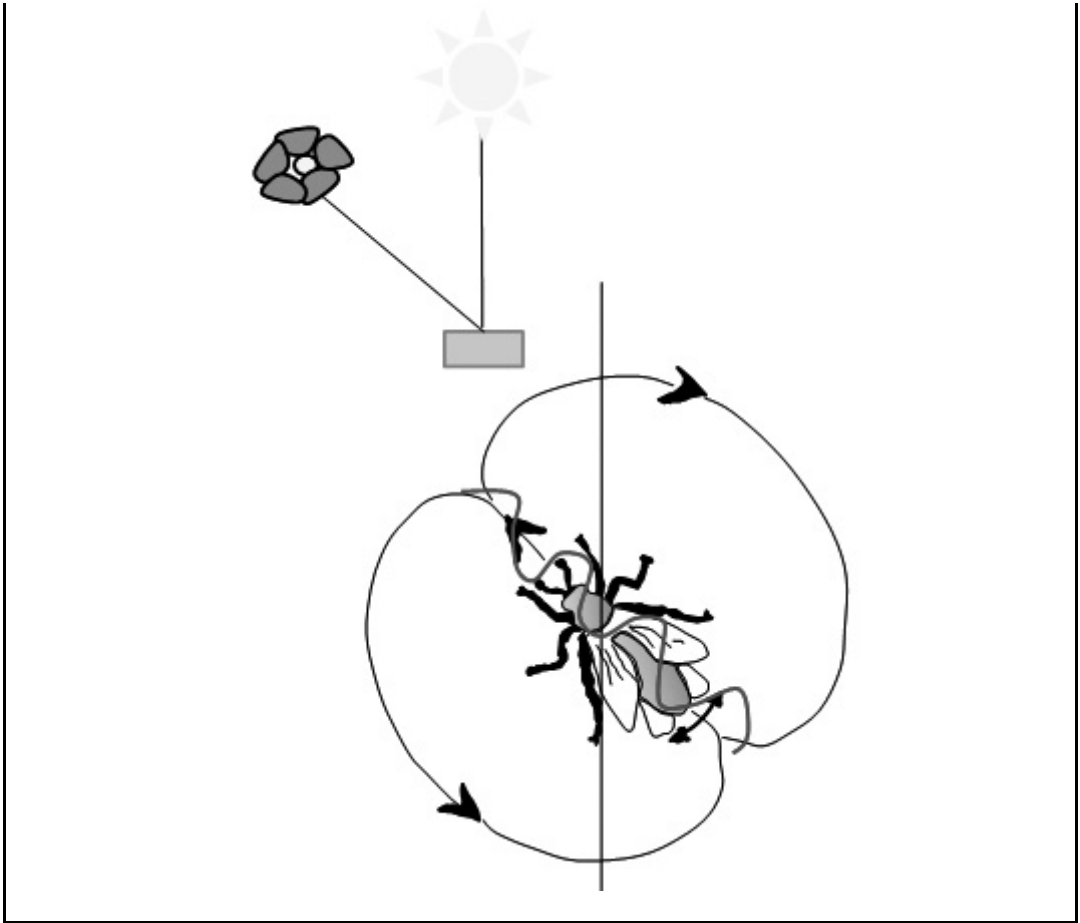
conductistas, los etólogos estudiaron a los organismos en su entorno natural, o conductas espontáneas de organismos en condiciones benignas (naturalistas) de cautiverio. La aproximación de los etólogos (como se denominaron estos investigadores del comportamiento animal) mostró rápidamente sus virtudes. Por ejemplo, los experimentos de campo de N. Tinbergen y sus estudiantes dejaron claro que la supuesta incapacidad de las avispas cazadoras, del género *Philanthus*, para orientarse en el espacio se restringe a los laberintos artificiales a los que las limitaban los conductistas. En condiciones naturales, las hembras reproductivas de este género memorizan la ubicación de cada uno de los varios nidos subterráneos que mantienen activos simultáneamente. Orientándose con ayuda de señales locales, las avispas aprovisionan regularmente a las larvas que se desarrollan en cada nido (Tinbergen 1958b; figura 2).

Figura 2. a) En un experimento clásico que tenía por objeto determinar qué tipo de marcas de referencia prefieren usar las avispas de la arena para orientarse, Tinbergen y sus colegas entrenaron avispas para usar un arreglo circular que les permitiera ubicar su nido (fase de entrenamiento). Los círculos grandes representan discos planos y los pequeños representan semiesferas de plástico; al centro se ubica el nido de la avispa. En una primera prueba, los investigadores desplazaron las marcas hacia un nido artificial cercano al de la avispa y observaron que todos los individuos usaron las marcas espaciales para entrar al nido artificial. Al separar las marcas de referencia en círculos planos y semiesferas (marcas separadas), observaron que las avispas invariablemente eligieron el nido artificial rodeado de semiesferas (lado izquierdo), a pesar de haber aprendido a usar un arreglo compuesto de ambos materiales. Al cambiar de lado las marcas de referencia se confirmó que, para las avispas, las marcas de referencia que sobresalen del terreno (es decir, las semiesferas) son aquellas que se usan preferentemente en la ubicación espacial del nido. b) Las avispas de la arena realizan un sobrevuelo encima de su nido antes de alejarse de él. Tinbergen y sus colegas plantearon la hipótesis de que durante dicho vuelo de reconocimiento las avispas asimilan información del terreno que posteriormente usarán para volver a encontrar el nido. La ilustración muestra uno de estos sobrevuelos que una avispa realizó por encima de un nido rodeado de marcas de referencia usadas en uno de los experimentos clásicos de Tinbergen (Tinbergen 1958).



Estos hallazgos son interesantes no solamente por su aportación al conocimiento de la historia natural de las avispas en cuestión, sino porque mostraron que las aptitudes conductuales –incluyendo la memoria espacial– de los organismos se encuentran adaptadas, en el sentido Darwiniano, a las circunstancias ecológicas en que operan. Así como la orientación de las avispas se manifiesta en el contexto en que influye en su adecuación (el aprovisionamiento de su progenie), las investigaciones de los primeros etólogos mostraron el valor adaptativo de otras conductas, como la manera en que proceden a la limpieza del nido las gaviotas tras la eclosión, la forma en que la danza de las abejas obreras influye en la eficacia con que otras obreras encuentran alimento (figura 3), o las reacciones de las gallinas a diferentes siluetas de aves que las sobrevuelan.

Figura 3. La danza de las abejas contiene información sobre la dirección en la que se localiza una fuente de alimento con respecto al sol (ángulo con respecto a la vertical) y sobre la distancia a la que está de la colmena, así como la calidad de dicha fuente (la línea ondulada sobre la abeja representa la vibración, cuya intensidad proporciona esta información). Redibujado de varias fuentes, ver von Frisch 1956.



Para muchos estudiosos de la conducta, la mayor aportación de los etólogos originales es la formulación de lo que se conoce como las cuatro preguntas de Tinbergen. Se trata en realidad de una declaración sobre las cuatro maneras en que es posible contestar preguntas acerca de por qué ocurre una conducta, que en general son aplicables a cualquier atributo fenotípico. Se puede contestar de dónde viene una conducta en términos de desarrollo; la *ontogenia* de una conducta, cuándo empieza a manifestarse, cómo se modifica con la edad o la experiencia, cuándo se extingue. También es posible contestar a la pregunta haciendo referencia a su historia, no al individuo, sino a su linaje o *filogenia* (¿se trata de un carácter ancestral?, ¿es común a todos los miembros de un linaje?, ¿aparece asociada a atributos ecológicos particulares?). También es posible hacer referencia a las causas inmediatas de la expresión de la conducta; los *mecanismos o causas próximas* (¿qué estímulos inmediatos desencadenan la conducta?, ¿es su expresión una función de niveles hormonales?, ¿se trata de un arco reflejo?). Finalmente, los esfuerzos se pueden enfocar en determinar cuáles son las causas últimas, o sea la función que desempeña la conducta en la supervivencia y reproducción de

los organismos (¿para qué “sirve”?). Muchas veces, al contestar la pregunta en un nivel, digamos ontogenético, se obtienen respuestas en otro u otros niveles (e. g. filogenético, causas últimas). Por ejemplo, las culebras de agua del género *Thamnophis* experimentan frecuentemente un cambio ontogenético en su dieta: las juveniles consumen muchos pequeños invertebrados y las adultas unos pocos vertebrados grandes. El estudio de la ontogenia de la conducta alimenticia de estas culebras sugiere –aunque no recapitula– el tipo de cambios en disponibilidad de presas que habrían experimentado los linajes de serpientes acuáticas durante su historia.

Para que se presente una conducta debido a su valor adaptativo, que se modifique durante la ontogenia de manera pre-programada, o que tenga sentido el trazo de su historia en el linaje del grupo que estudiamos, es preciso que su expresión tenga una base genética. Sin ella la selección natural no puede promover la representación de una conducta en las generaciones subsecuentes de una población, como tampoco puede haber programas de desarrollo sin un medio (genético) en que se codifiquen, ni puede haber patrones interpretables de un fenotipo a lo largo de las filogenias. En las siguientes secciones se analizará la naturaleza del conocimiento que se tiene sobre las bases genéticas de la conducta, cómo se manifiesta la varianza de ese sustrato genético entre individuos y poblaciones, y de qué manera esa variación puede contribuir a la generación de linajes –a la especiación–.

Variación genética y fenotípica en el estudio de la conducta

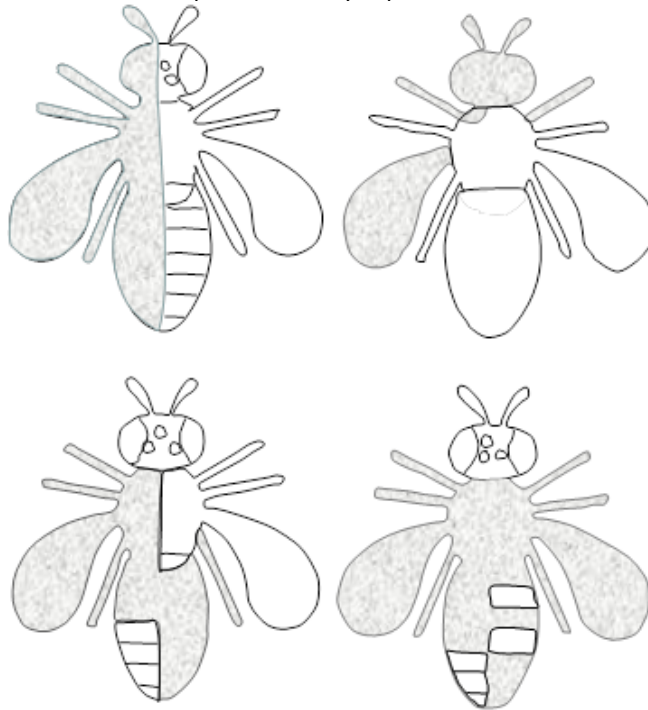
El estudio de la conducta muestra que hay elementos relativamente invariables y comunes a los miembros de una especie. Al constatar que en varias especies animales se presentaban estos patrones no cambiantes de conducta, Oskar Heinroth propuso que la conducta podría servir para determinar las relaciones filogenéticas entre especies emparentadas. Lorenz –inspirado por su maestro Heinroth– consolidó este concepto proponiendo que la conducta animal es un conjunto de caracteres biológicos tales como el color del pico de un ave, el largo de las patas, el grosor del pelo de los mamíferos, etc. Al ser la conducta un carácter biológico relativamente invariable entre los miembros de una especie, Lorenz sospechó que sería altamente probable que tuviese una base heredable, es decir, una base genética, sujeta a presiones de selección. En el contexto de la teoría Darwiniana, la ocurrencia de variación en la conducta observable en la naturaleza, el que esta sea heredable y que esté sujeta a presiones de selección asociadas con las consecuencias –sobrevivencia y/o reproducción– que reporte a los organismos que la exhiben, implicaría que la conducta, como el resto del fenotipo, también evoluciona.

Métodos usados en estudios de genética de la conducta

Hay una gran cantidad de evidencia, tanto directa como indirecta, de que la conducta evoluciona como cualquier otro carácter biológico.

Una estrategia usada para evaluar la base genética de atributos fenotípicos, incluida la conducta, en organismos relativamente simples, fue la creación de organismos mosaico (figura 4). Esta técnica, que no se usa mucho actualmente, consiste en la creación, mediante manipulación de embriones en fases muy tempranas, de organismos constituidos por tejidos de diferentes individuos (usualmente dos). Si se hace un mosaico a partir de algunas células tomadas de mórulas de un macho y una hembra, y si además se marcan los tejidos (por ejemplo usando un macho mutante negro), será posible adscribir las conductas a la expresión de genes en tejidos particulares, en los que se puede evaluar posteriormente la expresión de diferentes genes.

Figura 4. Mosaicos de *Drosophila*. Las partes sombreadas son estructuras en las cuales se encuentran los cromosomas XXR y el fenotipo es hembra. En las regiones no sombreadas se perdió el cromosoma XR, el fenotipo es macho, y expresan caracteres recesivos.



Más en línea con los postulados darwinianos está la estrategia de estudiar la variación heredable (genética) de la conducta. El estudio de la variación genética relacionada con los caracteres biológicos se aceleró a partir del desarrollo de técnicas como la *electroforesis* en 1966 (Lewontin 1991), que

permitió observar y cuantificar –indirectamente– la expresión de ciertos genes al hacer que las proteínas de distinto peso molecular y carga eléctrica corrieran sobre un gel de almidón. Actualmente las técnicas moleculares se han refinado a tal grado que no solo es posible observar el producto de la expresión de algún gen por medio de la cuantificación de distintas proteínas, sino que incluso se le puede ubicar en un cromosoma particular la región donde se encuentra un gen sospechoso de estar involucrado en la expresión de algún carácter biológico (por ejemplo mediante las técnicas de QTL, o loci asociados a atributos cuantitativos) e incluso secuenciarlo y así medir puntualmente las diferencias en pares de bases que intervienen en la expresión génica. El “problema” de establecer las bases genéticas de la conducta es un problema similar al que se han planteado los genetistas de la era moderna: ¿qué gen o genes controlan la expresión de un carácter fenotípico como el color de las alas de *Danaus plexipus*, la mariposa monarca? ¿qué gen o genes son responsables de los movimientos vibratorios de cortejo en el macho de *Zoogoneticus tequila*, un pez mexicano de agua dulce en peligro de extinción? Rastrear la ubicación de un gen o genes en un cromosoma es casi como intentar armar un rompecabezas en el cual todas las piezas son de un mismo color y solo es posible guiarse por cómo embonan unas con otras.

Una ruta para estudiar la variación genética relacionada con la conducta animal inicia al cuantificar el grado de heredabilidad (la proporción de la variación en un carácter que puede ser explicada por la variación del mismo en los padres o entre los miembros de una misma familia, con independencia del ambiente) del carácter que nos interesa. Que un carácter conductual no sea heredable no significa que no tenga una base genética; por ejemplo, la heredabilidad en el número de dedos en los humanos es cero, ya que casi toda la variación que vemos se debe al ambiente (por accidentes, o como consecuencia de drogas que afectan la embriogénesis), pero ello no significa que no tenga una base genética. Lo que sí significa es que la variación en el fenotipo de la generación actual (en el número promedio de dedos) no se explica por la variación en la generación previa. En el caso particular de la conducta, hay que considerar que esta abarca procesos fisiológicos y características morfológicas (tanto como su génesis) que sugieren un alto nivel de complejidad. Por lo tanto, un patrón conductual puede estar ligado a la expresión combinada de varios genes, es decir, puede tener una base *poligénica*.

Tras calcular la heredabilidad es preciso establecer una conexión entre la expresión del fenotipo (conducta) y un genotipo (un gen o conjunto de genes). Para esto se hacen cruza controladas, en las cuales se observa la segregación

de caracteres conductuales en la descendencia de dos padres que difieren mucho en conducta, por ejemplo entre abejas de tipo silvestre y abejas en las que se ha seleccionado hasta la fijación la conducta de “no limpiar” las celdas en que ha muerto alguna larva. En este punto no se sabe nada en cuanto a los genotipos de los individuos, pero se puede observar la descendencia (F1) de un cruce entre ambos linajes, que estará formada por individuos heterocigotos. Una nueva ronda de cruces que incluyó retro-cruces (el apareamiento de individuos heterocigotos de la F1 con miembros de la generación parental, seguramente homocigotos) mostró que una segregación de caracteres compatible con la existencia de dos loci: uno asociado con la apertura de la celda en que hay una larva muerta, y uno asociado con la expulsión del cadáver. Solamente la presencia de la versión correcta de ambos loci garantiza la expresión de la conducta (Rothenbuhler 1964). Si se trabaja con una especie cuyo mapa genético ha sido descrito, es posible evaluar la tasa de recombinación de los genes que interesan a partir de qué tanto difieren sus proporciones al segregarse, de lo que se esperaría si no hubiese recombinación (en cuyo caso se espera que se comporten de acuerdo a la ley de Hardy-Weinberg). Un mapa genético es esencialmente un esquema o grupo de esquemas lineales que representan a los cromosomas, en donde se expresa la distancia lineal entre genes a partir de la probabilidad de recombinación de diferentes marcadores genéticos (si dos marcadores se heredan siempre juntos, entonces su distancia es cero y nunca se recombinan). Los marcadores pueden ser patrones de color, variantes de proteínas, o conductas, como en el caso de las abejas higiénicas. Un mapa genético nos permite, por tanto, ubicar en un cromosoma los genes (seguramente varios) relacionados con la expresión de la conducta, y si se trata de muchos genes, habrá entonces regiones de los cromosomas asociados con la expresión de la conducta (un QTL; ver Klappert *et al.*, 2007). Casi siempre que se cuenta con un mapa genético, en los cromosomas se tiene identificados varios de los genes que los componen, aunque no necesariamente). Ello permite asociar el QTL con genes candidato, cuyo efecto en la expresión de la conducta se puede evaluar mediante técnicas sofisticadas, como por ejemplo la creación de organismos “knock-out”, en los que el gene no se expresa.

Desde luego, este procedimiento es útil si nuestro organismo de estudio tiene ciclos de vida cortos y produce muchos individuos en cada generación. Mientras más individuos sean analizados y más marcadores se utilicen, los resultados de los análisis estadísticos serán sólidos y permitirán producir un mapa confiable, es decir, con bajas probabilidades de error. Si se logra una alta confiabilidad en el mapeo de caracteres conductuales entonces es posible utilizar otras herramientas moleculares –como la secuenciación automática- y

estadísticas para estudiar la variación genética únicamente en el *locus* o en los *loci* de interés en un cromosoma, y así poder hacer inferencias sobre la evolución de la conducta.

Otro método que se utiliza en estudios de genética de la conducta se basa en comparar la conducta de organismos mutantes con organismos no mutantes. Para hacerlo, primero es indispensable conocer bien la biología del organismo que se va a estudiar, pues solo así será posible distinguir los caracteres conductuales típicos de la especie de aquellos que son consecuencia de mutaciones aleatorias. Una vez establecida esta distinción es posible usar métodos de exposición a agentes mutagénicos para inducir la mutación deseada, criar poblaciones experimentales (con la mutación) y controles (sin mutación) que permitan investigar el efecto de la mutación en algún aspecto que tenga relevancia evolutiva. Este tipo de estudios es común en grupos de invertebrados ya que su corto ciclo de vida y su alta producción de descendencia ayuda a detectar mutaciones. En vertebrados esto es más complicado, pero la crianza de animales de laboratorio y la selección artificial para producir líneas genéticas puras (muy usadas en estudios farmacológicos y bioquímicos) ofrece una oportunidad de generar mutaciones rápidamente. En estos casos, la desventaja es que no siempre las mutaciones que aparecen en animales de laboratorio tienen relevancia para su sobrevivencia y reproducción en condiciones naturales, de tal manera que las conclusiones a las que se pueden llegar con estudios sobre estas mutaciones son limitadas. Aun así se han podido estudiar solo las mutaciones relevantes que aparecen en estos procesos artificiales de crianza.

Ejemplos de estudios genéticos de la conducta animal

Constantemente se publican ejemplos nuevos sobre las bases genéticas de la conducta, pero solamente se hará referencia a algunos ejemplos clásicos para ilustrar los alcances de la disciplina.

En la isla de Kauai, perteneciente al archipiélago de Hawai, existe una especie de grillo (*Teleogryllus oceanicus*) cuyos machos emiten cantos que atraen a las hembras durante la temporada de apareamiento (Zuk *et al.*, 2006). Pero los cantos de los machos también atraen a una mosca parasitoide (*Ormia ochracea*) que deposita huevos en los cantores. Las larvas terminan su desarrollo gracias a que se alimentan de los tejidos del grillo macho hasta matarlo. Esta presión de depredación sobre los grillos ha favorecido a un morfo de grillo macho mutante que es silencioso (*flatwing* o ala-plana). Los grillos ala-plana poseen casi la misma morfología de los machos silvestres, excepto que sus alas carecen de las estructuras son responsables de producir el sonido. Para

conseguir apareamientos los grillos ala-plana se han convertido en machos satélite, que monitorean los cantos de los machos silvestres para colocarse en una posición más cercana a las hembras. Además, los grillos ala-plana poseen una ventaja sobre los silvestres ya que son invisibles a las moscas parasitoides, es decir, a pesar de que el mutante no tiene la conducta que atrae a las hembras, su fenotipo se mantiene en la población debido a que confiere ventajas de sobrevivencia. Este morfo no puede, sin embargo, desplazar completamente al morfo cantador, porque eso anularía sus ventajas puesto que no podría interceptar hembras atraídas por otros machos porque estos no existirían. Por medio de experimentos con cruza y retrocruza entre la variante ala-plana y la silvestre, Tinghitella (2008) descubrió que dicho carácter está relacionado con un locus, ligado además a los cromosomas sexuales.

Uno de los modelos de estudio más ampliamente usados en biología es la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* (otras especies del mismo género también han sido utilizadas ampliamente). Son organismos muy fáciles de mantener en condiciones de laboratorio, tienen ciclos de vida cortos, alta fecundidad y todo su material genético está contenido en tres cromosomas. Todo esto los hace organismos ideales para poner a prueba hipótesis sobre evolución de la conducta. Estudios de conducta con *Drosophila* han revelado que hay variación en el forrajeo de las larvas; al alimentarse, algunas realizan movimientos prolongados sobre un sustrato mientras que otras describen trayectorias más bien cortas. Esta variación se debe a un polimorfismo en el segundo cromosoma (Sokolowski *et al.*, 1986). También se ha demostrado que en algunas poblaciones las moscas presentan variación genética relacionada con su respuesta conductual a los recursos que usan para ovipositar (preferencia variable por sitios de oviposición, variación en velocidad de desarrollo de las larvas y variación en resistencia a toxinas de hongos donde también ovipositan). Incluso la receptividad sexual de las moscas tiene una base genética, lo cual se ha observado en experimentos de selección artificial en los que se han generado líneas de moscas que difieren en qué tan rápido están listas para aparearse después de una cópula. En los machos de *D. melanogaster* se ha observado variación en la conducta territorial: algunos machos exhiben mayor agresividad que otros al detectar a un intruso. El hecho de que la conducta territorial se pueda modificar por medio de selección artificial sugiere que hay una base genética en el desarrollo de dicha conducta. Como se mencionó anteriormente, tanto el canto de cortejo del macho como las preferencias de apareamiento de las hembras se encuentran en buena medida codificadas en una serie de genes identificados mediante QTL (Klappert *et al.*, 2007).

De hecho, una pregunta interesante en el área de selección sexual es por qué las hembras prefieren ciertas características presentes en los machos. Una de las hipótesis que se han planteado para explicarlo postula que en algunas especies tanto la preferencia por un carácter como el carácter mismo se heredan de manera ligada a la progenie. Para verificar dicha hipótesis es imprescindible realizar estudios genéticos de los caracteres involucrados en la elección de pareja. Ann Hedrick ha demostrado que en un grillo de California (*Gryllus integer*) las hembras prefieren machos que producen cantos largos, preferencia que se traduce en aceptación de la cópula. Estudiando la variación de este carácter conductual, Hedrick (1988) notó que hay varianza en la duración de los cantos de los machos, la cual se mantiene incluso en condiciones ambientales que no varían (es decir, el componente ambiental de la conducta es muy bajo). Al realizar cruzas controladas, Hedrick observó que los hijos de machos con cantos largos también producen cantos largos cuando alcanzan la madurez sexual. Sin embargo, no se sabe cuál es la heredabilidad de la preferencia de las hembras por esta característica de los machos.

Cuando las mutaciones relacionadas con la conducta en un organismo se conocen bien, es posible hacer diferentes inferencias sobre el control genético de la conducta. Por ejemplo, en el gusano nematodo usado más frecuentemente en biología, *Caenorhabditis elegans*, se han hecho estudios en los cuales los gusanos son alimentados con un producto mutagénico llamado etilmetanosulfonato, lo cual induce mutaciones por sustitución, debido a la alquilación de guaninas que se expresan en el ciclo de defecación de los gusanos. Dichas mutaciones se pueden aislar realizando cruzas controladas entre los organismos expuestos al agente mutagénico. Al producirse la F2 se observan las mutaciones, ya que se expresan en individuos homocigos recesivos. Una proporción de los mutantes expresan algún problema en la fase de expulsión del ciclo de excreción, otros los presentan en alguna de las fases de contracción (cuando el alimento está siendo movido desde el intestino hasta el ano), otros tienen problemas en la etapa de contracción de la porción anterior durante el ciclo así como en la parte de expulsión, pero realizan normalmente la contracción de la porción posterior; otros mutantes exhiben un ciclo de defecación más largo de lo normal. Estudiando estas variaciones de conducta se ha llegado a la conclusión de que algunas fases del ciclo de defecación son controladas independientemente de las demás; también se ha inferido que la contracción de la parte anterior y la expulsión parecen estar ligadas, y que la locomoción y la defecación están controladas por mecanismos distintos ya que las mutaciones no afectaron ambas conductas (Thomas 1990).

No todos los ejemplos –ni necesariamente los más interesantes– involucran

invertebrados. Un caso interesante en vertebrados se relaciona con el tiempo que tardan en madurar los machos de diferentes morfos del pez cola de espada (género *Xiphophorus*). Los peces que maduran pronto son, por definición, de tallas pequeñas, lo que determina la estrategia conductual que han de seguir para obtener pareja; deberán intentar copular subrepticamente porque las hembras no los elegirán –por ser pequeños– y los otros machos los perseguirán. Los machos que tardan más en madurar son de tallas mayores, y los que pueden permitirse cortejar a las hembras para atraerlas y copular. Estas diferencias conductuales basadas en las tasas de desarrollo están influidas mayoritariamente por un solo gene: el que codifica para el receptor 4 de melanocortina (*mc4r*), según lo han demostrado recientemente Lampert y colaboradores (2010).

Influencia del ambiente

Algunos caracteres conductuales que tienen una base genética ya establecida se expresan de manera variable dependiendo del ambiente. Esto ocurre si la variación en conducta relacionada con distintos genotipos se combina con un efecto del ambiente (presencia o ausencia de alimento, depredadores, miembros del otro sexo, etc.) de tal manera que ciertos genotipos se ven favorecidos bajo condiciones ambientales particulares y otros no.

La influencia del ambiente en la expresión de la conducta es crucial en estudios evolutivos y genéticos; más adelante se analizará en qué grado los componentes genético y ambiental de la conducta pueden ayudar a entender mejor los procesos que están detrás de la evolución de la conducta. Un ejemplo de la interacción entre genes y ambiente es el de la presencia de distintos morfos en los machos del isópodo marino, *Paracerceis sculpta*, una especie que se aparea dentro de las esponjas marinas en el Golfo de California (Shuster y Arnold 2007). Los machos *alfa* son los más grandes, con órganos bucales muy desarrollados que usan en la defensa de grupos de hembras durante encuentros territoriales con otros machos *alfa*. Los machos *beta* son un poco más pequeños, son muy similares a las hembras, lo cual hace que puedan pasar desapercibidos por las hembras y por otros machos *alfa* cuando están buscando parejas. Los machos *gamma* son muy pequeños y por lo tanto se cuelan por los reducidos espacios de los espongocelos, por lo cual escapan fácilmente de los machos *alfa*. Estos morfos están directamente relacionados con los genotipos: los machos *alfa* son homócigos recesivos para el alelo *a* y los *beta* y *gamma* son heterócigos; pero además los *gamma* poseen otro alelo *b* que es dominante sobre *a*, y los *beta* poseen un tercer alelo que es dominante sobre *a* y *b*. Los tres morfos persisten en poblaciones naturales de *P. sculpta*,

pero ligeras variaciones en la cantidad de hembras presentes en los espongoceles tienen repercusiones para los tres morfos. Los machos *alfa* tienen mayor éxito reproductivo cuando solo hay una hembra en un espongocele; el éxito reproductivo de los machos *beta* es mayor cuando hay más de una hembra, mientras que los machos *gamma* son más exitosos cuando hay más hembras en el territorio de un macho *alfa*. Este es un ejemplo de cómo la variación genética y ambiental pueden ayudar a entender la permanencia de morfos distintos que exhiben pautas conductuales diferentes. El ambiente influye en la expresión de muchas conductas, frecuentemente mediante modificaciones tróficas que pueden dar lugar a aislamiento reproductivo, como ha ocurrido repetidamente con los morfos limnéticos y béticos del pez espinoso (*Gasterosteus aculeatus*) que se generan cuando este habitante de esteros invade ambientes dulceacuícolas (ver revisión en Wotton 2009).

Plasticidad fenotípica

Hasta aquí se ha hablado de variación genética y se han expuesto ejemplos de variación genética relacionada con la conducta. Pero la conducta, que se percibe como una expresión fenotípica del genotipo, exhibe también variabilidad. La variación heredable, es decir, la variación genética, es el ingrediente indispensable para la acción de la selección natural y otras fuerzas evolutivas. Pero la variación genética tiene un correlato de variación en el fenotipo, y de hecho la variabilidad fenotípica es el sustrato sobre el cual las fuerzas evolutivas actúan. La variabilidad fenotípica se puede observar y medir en la naturaleza no siempre guarda una relación cuantitativa simple con el genotipo, es decir, un fenotipo no siempre es el resultado de la expresión de un gen; en muchos casos, y muy frecuentemente en conducta, la expresión del fenotipo es *poligénica*, es decir que varios genes están involucrados en un mismo fenotipo conductual. La relación que el genotipo guarda con el fenotipo también es variable: distintos genotipos expresan distintas características fenotípicas, e incluso diferentes genotipos sujetos a un rango variable de condiciones ambientales pueden coexistir. En el ejemplo de los isópodos *P. sculpta* se ve cómo distintos genotipos, bajo condiciones ambientales variables, pueden expresarse como diferentes fenotipos. Esta idea de “muchos genotipos, muchos fenotipos” es muy común, pero también puede ocurrir que un mismo genotipo sea capaz de expresar fenotipos distintos dependiendo del ambiente en el que se encuentra (“un solo genotipo, muchos fenotipos”). Esto se conoce como *plasticidad fenotípica*, característica de muchos organismos que también contribuye a incrementar su sobrevivencia y reproducción.

Un ejemplo de plasticidad fenotípica es la variación en los morfos de *Nemoria arizonaria*, una polilla cuyas larvas presentan diferentes grados de mimetismo dependiendo de la época del año en la cual emergen y del tipo de plantas que les sirven de alimento en cada una. Las larvas que emergen en primavera se alimentan de las flores de un encino, mientras que las que emergen en verano se alimentan de las hojas. Las que comen flores desarrollan un exoesqueleto rugoso y colorido como su fuente de alimento y las que comen hojas muestran un exoesqueleto terso, casi idéntico a la textura de una hoja. Ambos fenotipos tienen alta adecuación en la época del año en la que se expresan, y su expresión está controlada por un solo genotipo.

Algunos organismos no se limitan a expresar la gama de sus fenotipos en diferentes etapas del año, sino que pueden desplegar distintos fenotipos como respuesta a cambios ambientales que ocurren en una misma temporada. Este es el sorprendente caso de la pulga de agua *Daphnia cucullata*, un crustáceo de la familia Cladocera (Agrawal *et al.*, 1999). En su ciclo de vida, *D. cucullata* pasa por una fase de reproducción asexual en la cual los individuos adultos producen nuevos individuos genéticamente idénticos. Si durante esta fase ocurre un incremento en la abundancia de los depredadores relativamente pequeños, algunos individuos adultos de *Daphnia cucullata* desarrollan un *rostrum* (una elongación de la porción más anterior de la cabeza) alargado; estas pulgas de agua evaden más fácilmente el ataque de los depredadores que aquellas que no lo presentan. Por medio de experimentos se ha demostrado que lo que dispara el desarrollo del *rostrum* son sustancias químicas liberadas al agua por los depredadores. En ambientes carentes de depredadores las pulgas de agua no desarrollan este fenotipo, pero si son hijas o nietas de una hembra adulta que se desarrolló en un ambiente con depredadores, la porción anterior de su cuerpo es más grande que la de pulgas cuyas madres experimentaron un ambiente sin depredadores. Esto indica que no solo hay plasticidad fenotípica, sino que también se pueden observar *efectos maternos*, es decir, transmisión de información genética relacionada con el ambiente en el que vivió el individuo parental.

Los efectos maternos han sido responsables de algunas de las mayores sorpresas en el estudio de la evolución de la selección sexual. La teoría – apoyada por gran cantidad de evidencia– sugiere que las hembras se benefician al elegir machos portadores de ornamentos, puesto que tales estructuras (cantos o despliegues), al ser costosos, son indicadores de calidad fenotípica (ver Macías García 1993). A partir del estudio de Gil y sus colaboradores (1999) sabemos que en el pinzón cebra (los llamados chinitos) el fenotipo de los machos, manipulado artificialmente, induce a las hembras a

invertir más (particularmente más testosterona, hormona relacionada con el vigor con que los pollos solicitan alimento) en la progenie de machos artificialmente embellecidos, que en los hijos de los mismos machos cuando son artificialmente afeados. Esta manipulación sensorial sugiere que pueden ser los efectos maternos

–incluyendo las conductas de cuidado parental– los responsables, en alguna medida, de la evolución de atributos atractivos de los machos.

Al estudiar la evolución de la conducta es probable que se considere variación genética y fenotípica. Los caracteres conductuales tienen una base genética y dentro de una misma especie habrá variación conductual asociada a la variación genética. Sin embargo, también es posible observar variación conductual en ausencia de variación genética, lo cual se debe a que se puede presentar plasticidad fenotípica en ciertos caracteres conductuales. Otro aspecto de interés en evolución de la conducta es la variación en la reproducción y sobrevivencia de distintos organismos en una misma especie, o de distintas especies en ambientes similares o diferentes. A continuación se abordará el estudio de la diversidad conductual a nivel intra e interespecífico en estudios de biología evolutiva.

Variación individual y poblacional en conducta

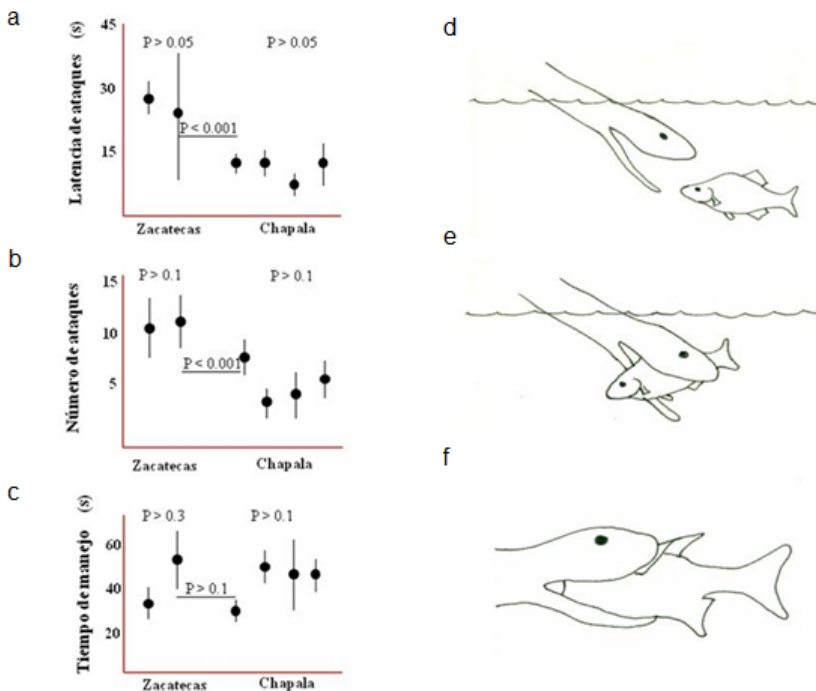
La conducta, considerada como otro carácter biológico sujeto a selección, también presenta variación a nivel individual y poblacional. Ambos tipos de variación tienen una estrecha relación con las presiones de selección que actúan sobre estos caracteres: depredación, distribución/disponibilidad de recursos, distribución/disponibilidad de parejas.

La variación individual conduce a evolución en la medida en que se relaciona con el valor adaptativo de un atributo, el cual se puede medir directamente (por ejemplo comparando la producción de críos total –*de por vida*– de organismos que difieren en la expresión del atributo en cuestión), o se puede inferir a partir de comparaciones entre especies que difieren en ecología y en la expresión del atributo (la frecuente asociación del atributo X con la condición ecológica Y en un linaje dado, sugiere que X es una adaptación para contender con Y). Niko Tinbergen explotó en particular este razonamiento evolutivo para mostrar que la conducta de cuidado de huevos en gaviotas se encuentra adaptada a las condiciones en que normalmente anidan, lo que incluye diferencias en el ambiente físico o en el biológico, como la tasa de depredación.

En nuestro laboratorio hemos caracterizado la variación geográfica en la capacidad de las serpientes para atrapar peces. Ocurre que las culebras semi-

acuáticas *Thamnophis melanogaster* se alimentan exclusivamente en el agua, pero las presas que consumen son diferentes en distintas regiones y representan diferentes retos para su captura. En los lagos de Michoacán y Jalisco, estas culebras comen casi exclusivamente peces, mientras que en algunas pozas en Zacatecas comen mayoritariamente renacuajos. La captura de peces y de renacuajos supone diferentes habilidades, lo que ha llevado a una diferencia congénita en la capacidad para capturar peces –evidencia de que el desempeño conductual ha sido sujeto de selección natural (Macías García y Drummond 1990; figura 5).

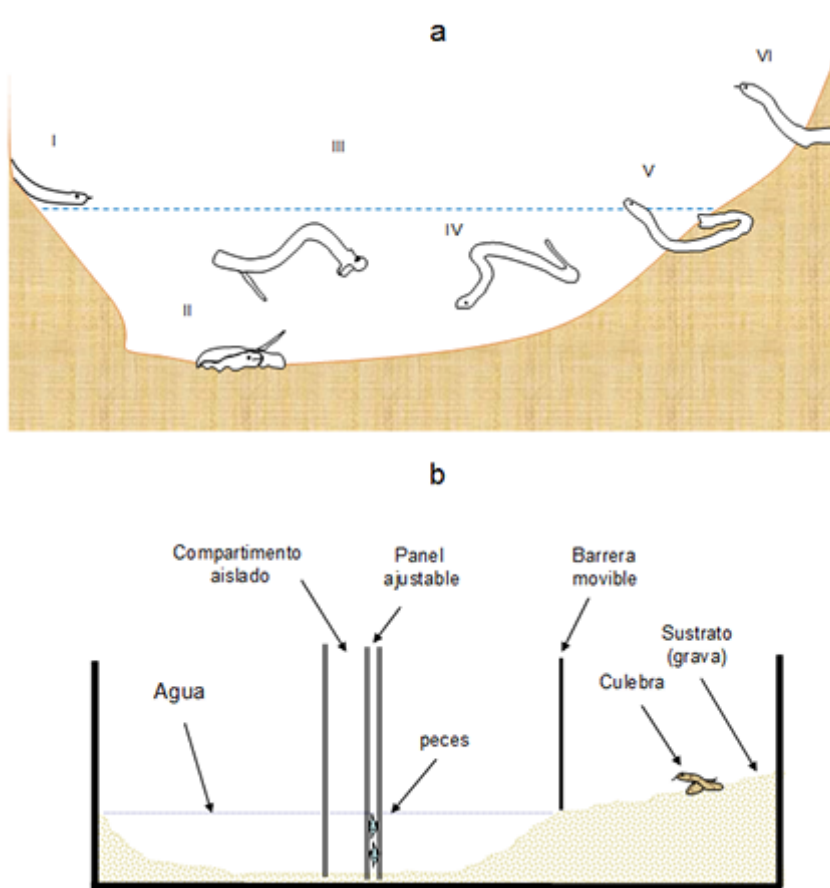
Figura 5. En comparación con sus conespecíficas de Zacatecas que consumen renacuajos, las culebras recién nacidas de la especie *Thamnophis melanogaster* provenientes de Chapala, especializadas en la captura de peces, son más rápidas para desencadenar ataques (a), y más eficientes para capturarlos e ingerirlos (b y c). Las culebras de Chapala también realizan más ataques anfibios (d), capturan más presas como consecuencia de esos ataques (e), y los ingieren empezando más frecuentemente por la cabeza (lo que facilita la ingestión al evitar que se atoren las escamas y espinas (f); a partir de Macías García y Drummond 1990; dibujos de Fedro Guillén).



Las diferencias conductuales suelen amplificarse a lo largo de linajes filogenéticos. Por ejemplo, la especialización ecológica en serpientes acuáticas como las mencionadas llevó a Drummond (1983; figura 6a) a demostrar que las técnicas de búsqueda de alimento bajo el agua difieren entre especies especializadas en la búsqueda subacuática de alimento y especies más

generalistas. Más adelante ello le condujo a proponer que las serpientes especializadas en buscar sus presas bajo el agua dependían más de la visión para detectar y reconocer a sus presas, que de la quimiorrecepción, como hacen sus congéneres más terrestres (Drummond 1983; figura 6b).

Figura 6. a. Diversidad de conductas empleadas por las culebras *Nerodia* spp y *Thamnophis* spp. durante el forrajeo acuático. I exploración, II navegación de fondo sobre el sustrato, III búsqueda con la boca abierta, IV navegación a media profundidad, V navegación en la superficie, VI vigilando. Modificado de Drummond (1983). b) Dispositivo usado para poner a prueba la capacidad de detección visual de presas en las culebras. Los paneles transparentes permiten la visión de las presas, pero evitan la transmisión de estímulos mecánicos a través del agua. Las culebras también tenían acceso a señales químicas provenientes del compartimiento con peces. Re-dibujado de Drummond (1985).

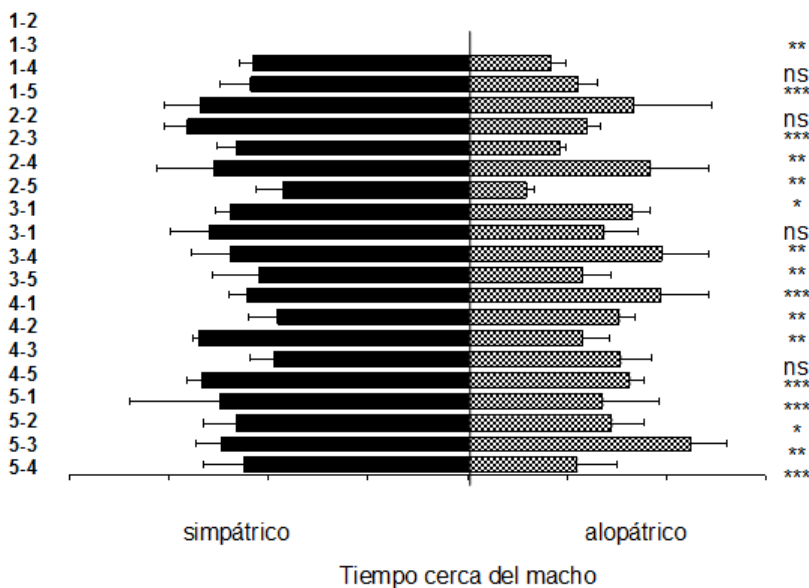


Conducta y especiación

Las diferencias conductuales entre poblacionales son muy comunes en la naturaleza, lo que en algunos casos puede conducir a la generación de nuevas especies. Esto es particularmente cierto en el caso de conductas relacionadas

con la elección de pareja reproductiva (Panhuis *et al.*, 2001; Ritchie 2007). De hecho, hay una analogía estrecha entre el proceso de elección de pareja dentro de una especie y el proceso de reconocimiento de especie entre organismos cercanamente emparentados. La predicción directa es que en especies en las que la elección de pareja sea efectiva (p. ej. en que las hembras puedan decidir verdaderamente con quien aparearse), las poblaciones en aislamiento evolucionarán hasta alcanzar diferentes grados de desarrollo de ornamentos, lo que generará aislamiento pre-copulatorio en caso de que los miembros de ambas poblaciones entren nuevamente en contacto. Haya diferentes ejemplos de este proceso y su generalización aún está en duda, pero la evidencia a favor incluye evaluaciones directas del aislamiento pre-copulatorio en especies con marcado dimorfismo sexual, como en el caso del pez amarillo *Girardinichthys multiradiatus* (González Zuarth y Macías García 2006; Figura 7).

Figura 7. Cuando las hembras del pez amarillo *Girardinichthys multiradiatus* se exponen experimentalmente a pares de machos, uno de su localidad (numeradas del uno al 5) y otro de una localidad diferente, en todos los casos pasan más tiempo con el macho simpátrico (barras negras) que con el alopátrico (barras punteadas). Este patrón es casi siempre significativo, al menos entre las cinco poblaciones estudiadas, y constituye evidencia de aislamiento pre-copulatorio (a partir de de González Zuarth y Macías García 2006).

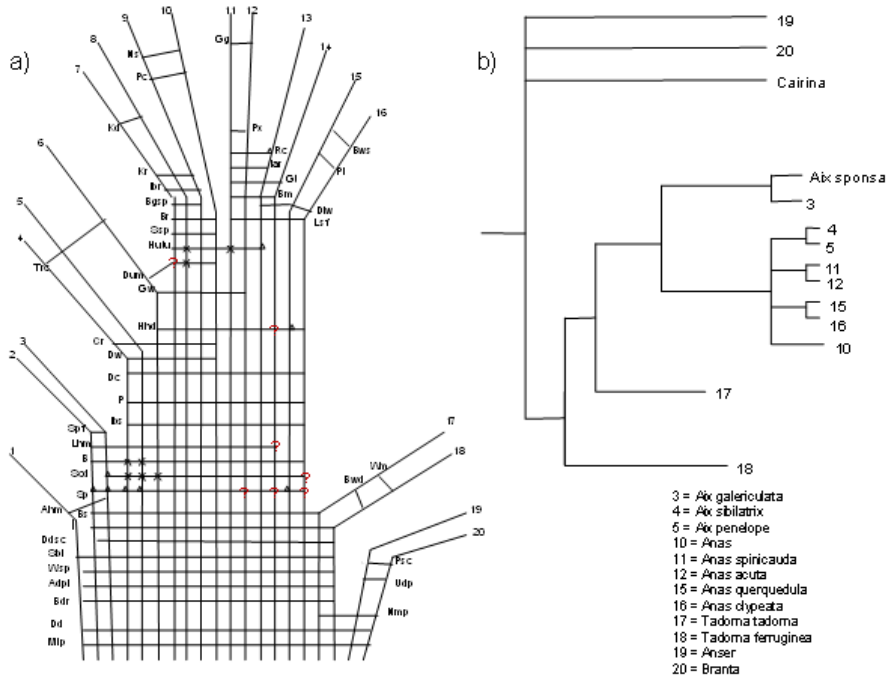


Como es fácil imaginar, el proceso por el cual las diferencias en conducta se acumulan a lo largo de los linajes supone que la conducta conlleva información

sobre la ancestría –información filogenética– susceptible de ser analizada con métodos rigurosos. De hecho esta posibilidad no escapó a Lorenz, quien, utilizando la conducta de cortejo de los anátidos (patos, gansos y cisnes), construyó un “escobillón” (figura 8) que es, en efecto, un árbol filogenético esquematizado usando una forma de representación sui-géneris (esto ocurrió antes del advenimiento de la biología comparada moderna), pero con información susceptible de ser representada en el formato de árbol filogenético.

⁵⁹ Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México

Figura 8. Árbol filogenético de Anatinae tomado de Lorenz(1941). Las líneas verticales representan especies y las líneas horizontales son caracteres compartidos por las especies. La X denota la ausencia del carácter en esa especie. El triángulo indica que es un carácter importante para la distinción de especies. El signo de interrogación es tomado del autor e indica baja certeza sobre la relación. b) Árbol filogenético de Anatinae basado en los caracteres usados por Lorenz (1941) y re-analizados usando el programa de parsimonia PAUP. A partir de Irwin (1996). Las especies comunes a ambos árboles se indican con números arábigos.



Conclusiones

La cantidad de trabajos relacionados con la evolución de la conducta hace inevitablemente injusta cualquier revisión, y en particular una que ha buscado privilegiar trabajos de investigadores locales o que se enfocan en el estudio de sistemas sencillos y cosmopolitas. Un creciente número de estudios muestran la variación individual en conducta, que suele tener consecuencias adaptativas, y que las diferencias suelen acumularse en poblaciones y posteriormente en linajes, de la misma manera en que lo hacen otros caracteres fenotípicos. Lo que hace especial a la conducta es, en parte, su complejidad, aunque más probablemente lo que inquieta del estudio de la evolución de la conducta se relaciona con lo que significa para el observador. Los humanos nos sentimos, en efecto, inquietos frente a la posibilidad de que la conducta –¿en alguna medida la nuestra?– tenga un componente genético determinante. Pero la conducta, como se ha visto, se comporta también en ese sentido como lo hacen otros rasgos del fenotipo; frecuentemente es plástica y responde a variaciones en el ambiente (incluyendo el materno, pero también el social). La conducta es a un tiempo reflejo y motor de la evolución, no solamente por promover la variación geográfica adaptativa o por generar diferencias poblacionales en las preferencias de pareja, sino también por promover cambios en el ambiente en el cual se desarrollan las generaciones subsecuentes (West-Eberhard1989). Se puede argüir que la conducta es, de todos los rasgos fenotípicos, el que mayormente influye en la interacción de los animales con su ambiente, y conviene, por tanto, prestarle atención si se quiere entender cómo procede la evolución animal.

Referencias

- Agrawal AA, Laforsch C y Tollrian R 1999 Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature* 401: 60-63.
- Darwin CR 1859 On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life (primera edición), Londres: John Murray.
- Darwin CR 1868 The variation of animals and plants under domestication, Londres: John Murray.
- Darwin CR 1871 The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex (primera edición), Londres: John Murray.
- Darwin CR 1872 The Expression of the Emotions in Man and Animals, Londres: John Murray.
- Drummond H 1983 Aquatic foraging in garter snakes: a comparison of specialists and generalists. *Behaviour* 86, 1-30.
- Drummond, H. 1985 The role of vision in the predatory behaviour of natricine snakes. *Animal Behaviour* 33: 206-215.
- Gil D Graves J Hazon N y Wells A 1999 Male attractiveness and differential testosterone investment in zebrafish eggs. *Science* 286:126-128.
- González-Zuarth C y Macías García C 2006 Phenotypic differentiation and pre-mating isolation between allopatric populations of *Girardinichthys multiradiatus*. *Proceedings of the Royal Society B*. 273: 301–307.
- Hedrick AV 1988 Female choice and the heritability of attractive male traits: an empirical study. *American Naturalist* 132: 267-276.
- Irwin RE 1996 The phylogenetic content of avian courtship display and song evolution. Cap. 8 en: EP Martins (Ed.) Phylogenies and the comparative method in animal behavior. Oxford University Press. ISBN 0-19-509210-4.
- Klappert K Mazzi D Hoikkala A y Ritchie MG 2007 Male courtship song and female reference variation between phylogeographically distinct populations of *Drosophila montana*. *Evolution* 61(6): 1481-1488.
- Lampert KP Schmidt C Fischer P Volff J-N Hoffmann C Muck J Lohse MJ Ryan MJ y Scharl M 2010 Determination of onset of sexual maturation and mating behavior by melanocortin receptor 4 polymorphisms. *Current Biology* 20: 1729-1734.
- Lewontin R 1991 Electrophoresis in the development of evolutionary genetics: Milestone or millstone? *Genetics* 128: 657-662.
- Macías García C 1993 Una panorámica sobre selección sexual. Cap. 3 en: J Nuñez-Farfán y C. Cordero (Eds) Tópicos de Biología Evolutiva. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. ISBN: 968-36-3074-X.
- Macías García C y Drummond H 1990 Population differences in fish-capturing

- ability of the Mexican aquatic garter snake (*Thamnophis melanogaster*). *Journal of Herpetology* 24: 412-416.
- Panhuis TM, Butlin R, Zuk y M, Tregenza T 2001 Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 364-371.
- Ritchie MG 2007 Sexual selection and speciation. 558 *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 38: 79-102.
- Rothenbuhler WC 1964a Behavior genetics of nest cleaning in honey bees[IV] Responses of F1 and backcross generations to disease-killed brood. *American Zoologist* 4: 111-123.
- Shuster SM y Arnold EM 2007 The effect of females on male-male competition in the isopod, *Paracerceis sculpta*: a reaction norm approach to behavioral plasticity. *Journal of Crustacean Biology*: 27: 417-424.
- Sokolowski MB, Bauer SJ, Wai-Ping V, Rodriguez L, Wong JL y Kent C 1986 Ecological genetics and behaviour of *Drosophila melanogaster* larvae in nature. *Animal Behaviour* 34: 403-408.
- Thomas JH 1990 Genetic analysis of defecation in *Caenorhabditis elegans*. *Genetics* 124: 855-872.
- Tinbergen N 1958 Curious naturalists. Basic Books. 280 págs. Nueva York [Naturalistas curiosos. Salvat Editores. Biblioteca Básica Salvat, 19. 260 págs. Barcelona, 1988 ISBN 84-345-8395-X].
- Tinghitella R 2008 Rapid evolutionary change in a sexual signal: genetic control of the mutation 'flatwing' that renders male field crickets (*Teleogryllus oceanicus*) mute. *Heredity* 100: 261-267.
- West-Eberhard MJ 1989 Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 249-278.
- von Frisch K. 1956 Bees; their vision, chemical senses, and language. Ithaca, N.Y., Cornell University Press.
- Wotton RJ 2009 The Darwinian Stickleback *Gasterosteus aculeatus*: a history of evolutionary studies. *Journal of Fish Biology* 75: 1919-1942.
- Zuk M, Rotenberry JT y Tinghitella RM 2006 Silent night: adaptive disappearance of a sexual signal in a parasitized population of field crickets. *Biology Letters* 2: 521-524.

LA BÚSQUEDA DE ADAPTACIONES EN LA NATURALEZA: EL MÉTODO COMPARATIVO EN ECOLOGÍA

Carlos Martorell⁶⁰

Las especies de primates que viven en grupos grandes tienen repertorios de vocalización más ricos que los que forman grupos pequeños, lo que mejora sus capacidades de comunicación en sociedad (McComb y Semple, 2005). En contraste con lo que sucede en ambientes donde la luz es abundante, las especies de plantas que han evolucionado en ambientes sombríos tienen semillas grandes con reservas energéticas que permiten a las plántulas sobrevivir aún cuando sus posibilidades de obtener recursos por fotosíntesis son limitadas (Hewitt, 1998). Las aves que viven en los desiertos tienen tasas metabólicas bajas en comparación con sus parientes de sitios más húmedos, quizá porque esto les permite tolerar mejor las altas temperaturas (Tieleman, Williams, y Bloomer, 2003).

Las especies de bóvidos donde los machos compiten más fuertemente por la posibilidad de aparearse tienen cuernos más largos (Bro-Jørgensen, 2007). Las altas tasas de depredación de nidos que experimentan ciertas especies de aves han resultado en que sus polluelos se desarrollen más rápido, ya que esto reduce el tiempo que permanecen expuestos a los enemigos naturales (Bosque y Bosque, 1995).

Todos estos son ejemplos de cómo la selección natural ha promovido la evolución de atributos que permiten a los seres vivos enfrentar el medio donde viven, es decir, son ejemplos de características adaptativas. Ya que la ecología estudia cómo interactúan los organismos con su entorno, el estudio de las adaptaciones y su funcionamiento en la naturaleza es central en áreas como la ecofisiología, la ecomorfología y la ecología de la conducta. Estas disciplinas buscan comprender cómo los atributos fisiológicos, morfológicos o conductuales, respectivamente, contribuyen a que un organismo pueda subsistir en un hábitat determinado.

El problema que a menudo enfrentan quienes se dedican a dichas ramas de la ecología es discernir cuáles atributos de una especie son adaptaciones y cuáles no. Ante la asombrosa capacidad de la selección natural para producir verdaderas maravillas de ingeniería, a veces resulta irresistible la tentación de buscar una explicación adaptativa a las características de los seres vivos. En 1979, Gould y

Lewontin publicaron un trabajo clásico sobre este tema llamado “Las enjutas de San Marcos y el paradigma panglossiano: una crítica al programa adaptacionista”. La metáfora gira en torno a los bajorrelieves que adornan las enjutas (es decir, los espacios más o menos triangulares que quedan a los lados de un arco) de la basílica de San Marcos en Venecia. La belleza de las imágenes provoca la ilusión de que la enjuta fue colocada allí por el arquitecto para que el artista pudiera colocar el bajorrelieve. En realidad, la enjuta es un elemento inevitable de la arquitectura siempre que se emplea un arco, y la imagen que la adorna es en realidad la consecuencia y no la causa de la presencia de la enjuta. Así, por más asombroso y útil que nos pueda parecer algún atributo de un organismo, no podemos concluir automáticamente que es una adaptación ya que puede ser un subproducto casual de la selección natural que actúa sobre otros atributos o el resultado de otras fuerzas evolutivas en juego. Por ejemplo, algunas poblaciones del roedor *Ctenomys rionegrensis* tienen pelaje negro y otras no. Esto no significa que el pelo negro ayude a sobrevivir en los sitios donde este color se ha desarrollado, sino que la variación entre poblaciones ha resultado de la deriva genética (Wlasiuk, Garza, y Lessa, 2003).

También es fácil equivocarse al plantear una hipótesis sobre el valor adaptativo de una característica. Por ejemplo, se ha observado que muchas especies de plantas de selvas tropicales producen raíces entre el mantillo (la capa de hojas en descomposición que se encuentra sobre el suelo); se pensaba que esto era una respuesta evolutiva a los sustratos infértiles: tener raíces en el mantillo les permitiría a las plantas absorber los nutrientes rápidamente antes de que sus vecinas alcanzaran a tomarlos primero. Sin embargo, observaciones recientes de la formación de raíces en el mantillo, en selvas con suelos ricos donde no hay competencia por nutrientes, ha permitido descartar dicha interpretación (Luizão, Luizão, y Proctor, 2007).

Así pues, cuando se piensa que se está ante una adaptación es necesario demostrarlo, y muchas veces esto no resulta una tarea fácil. Hay diferentes aproximaciones al problema. A veces se estudia directamente cómo es que funciona una característica en la naturaleza, y, como ejemplos de esto, se pueden citar los estudios que demuestran cómo la forma de un ala tiene un comportamiento aerodinámico específico que ayuda a un organismo a volar más rápido. Otros autores han preferido modificar experimentalmente el atributo que piensan que es adaptativo y medir cómo afecta esto a la adecuación de los organismos; en muchos estudios se han recortado o cambiado las corolas de las flores y se observa cómo afecta esto a la producción de semillas. Cuando es imposible modificar experimentalmente el atributo se recurre a comparar cómo se desempeñan organismos que lo tienen con los que no. Finalmente, hay quienes recurren al método comparativo para tratar de demostrar que hay adaptaciones.

El método comparativo se basa en una premisa muy sencilla: Si un atributo ha

evolucionado en una especie como una manera de resolver un problema planteado por el medio en el que vive, entonces es probable que otras especies hayan encontrado esa misma solución. Esto ha resultado en similitudes sorprendentes. Muchas personas podrían asegurar que tienen en sus casas plantas cactáceas: tienen tallos fotosintéticos que almacenan agua y presentan hileras de espinas que forman costillas; sin embargo, no se trata de cactus, sino de parientes de las nochebuenas que evolucionaron en los desiertos de África, mientras que las cactáceas son americanas y proceden de un linaje muy diferente. Es fácil imaginarse por qué estas plantas, originalmente tan diferentes, llegaron a parecerse tanto: en los desiertos es necesario almacenar agua y protegerla de los animales sedientos mediante espinas.

Cuando la selección natural resulta en la aparición de la misma característica en forma independiente en grupos distintos se dice que ha ocurrido una convergencia evolutiva. Las convergencias pueden sugerir que se está ante una adaptación cuando vemos que las comparten organismos que han evolucionado en ambientes parecidos. Todos los ejemplos citados en el primer párrafo de este capítulo son el resultado de evolución convergente ante las mismas presiones de selección en linajes independientes, y en todos ellos se ha aplicado el método comparativo para demostrar que se trata de adaptaciones.

Noches oscuras, ojos grandes

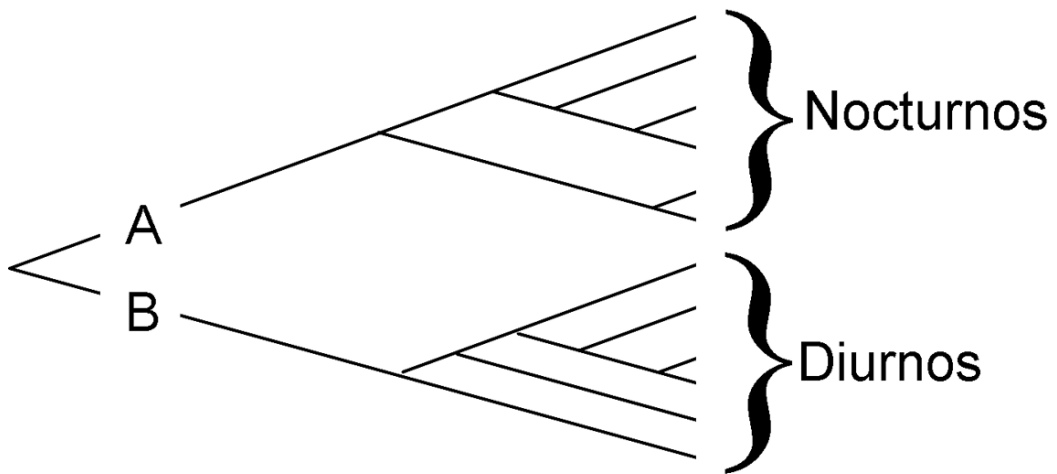
Imaginemos que al observar un animal nocturno notamos que tiene los ojos grandes. Esto quizá sugiera que se trata de una adaptación que le permite ver mejor de noche, ya que durante el día observamos otro animal que tenía ojos pequeños. Como se sabe que siempre está la posibilidad de que el patrón se deba al azar, se puede pensar en el problema desde un punto de vista estadístico: hay dos animales, uno nocturno y otro diurno; lo más probable es que sus ojos no sean exactamente del mismo tamaño, uno los ha de tener más grandes que el otro. Es obvio que, por puro azar, la probabilidad de que el animal nocturno sea el que tiene los ojos más grandes es de 0.5, esto significa que es MUY PROBABLE que el patrón observado sea pura casualidad.

Lo que falta es tener réplicas. Imaginemos que volvemos al campo y observamos cinco animales nocturnos de diferentes especies, todos ellos con los ojos grandes, y que de cinco especies diurnas, todas tienen los ojos chicos. Podría pensarse que sería mucha casualidad que esto pasara, ¿pero realmente lo es? Hay que considerar la probabilidad de que se hubieran hecho esas observaciones por azar, suponiendo que en realidad el tamaño de los ojos no depende de las horas de actividad. Esto implicaría que la probabilidad de que un animal nocturno tenga ojos grandes es de 0.5 (y de 0.5 que los tenga chicos). La probabilidad de que 5 animales nocturnos tengan ojos grandes es de 0.55. La misma lógica señala que la probabilidad de que cinco animales diurnos tengan ojos chicos es también de 0.55. Finalmente, la

probabilidad de que ambas cosas pasen por azar es de $0.55 \times 0.55 = 0.00009$. En otras palabras, es muy improbable que el patrón observado se deba al azar, y se podría concluir que hay alguna razón diferente para que el tamaño de los ojos difiera entre los dos grupos de animales.

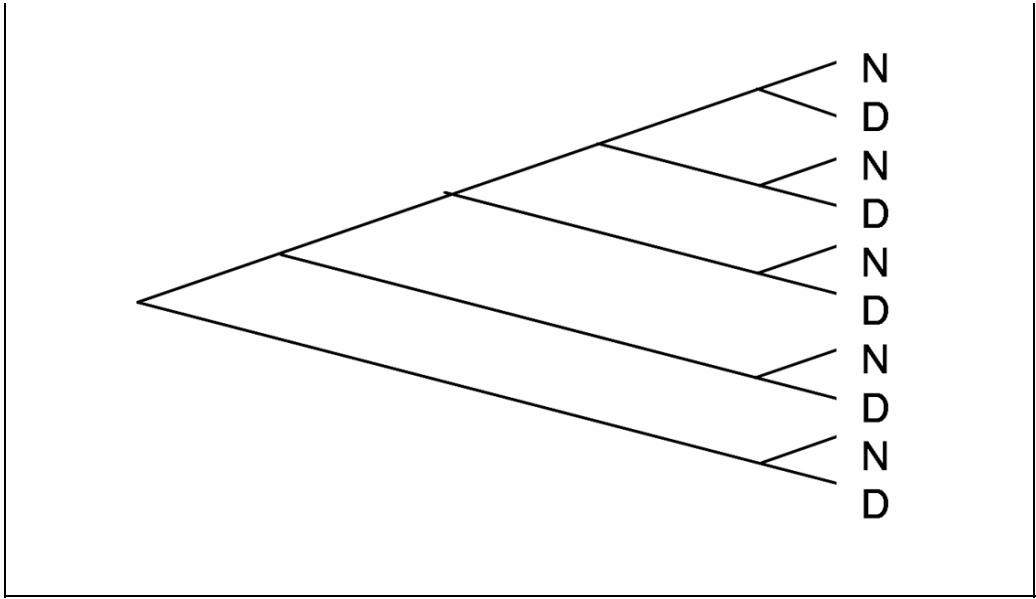
Sin embargo, las cosas no son tan sencillas. El modelo estadístico señalado equivale a tener algo similar a un creador todopoderoso ensamblando animales a fuerza de volados, águila: ojos grandes, sol: ojos chicos. Hasta aquí se ha dejado de lado a la evolución. Supongamos que todos los animales nocturnos descienden de un mismo ancestro A, y todos los diurnos de un ancestro B (figura 1); lo más sencillo sería que el ancestro A fuera nocturno y de ojos grandes y el B fuera diurno y de ojos chicos, de tal modo, todos sus descendientes tendrían esas mismas características como atributos heredados de sus ancestros. En otras palabras, no es que a los cinco animales nocturnos les hayan “tocado” ojos grandes en cinco volados independientes, como lo implican los cálculos previos, sino que fue al ancestro A el único al que le “tocó” (quizá por azar) tener ojos grandes. Lo mismo puede decirse de los animales diurnos. Esto nos deja como al principio, como si solo hubiéramos visto dos animales, A y B. La probabilidad de que todo se deba al azar seguiría siendo de 0.5, sin importar cuántas especies modernas hayamos visto.

Figura 1. Un posible árbol filogenético para la evolución de animales nocturnos y diurnos.



No hay que descorazonarse, después de todo no es tarea fácil medirle los ojos a un animal silvestre que está luchando por escaparse como para descartar todos nuestros esfuerzos porque nos sacamos un árbol filogenético de la manga. ¿Qué pasaría si éste fuera diferente, algo así como el que se ve en la figura 2?

Figura 2. Un arreglo diferente para el árbol filogenético de animales diurnos (D) y nocturnos (N).



Solo como ejemplo, pensemos que el ancestro común de todas las especies en ese nuevo árbol era diurno y de ojos chicos (el resultado final no cambiaría si se supone cualquier otra cosa). Otra vez, lo más sencillo sería que estas características se conservaran en el ancestro de cada par de especies. Entonces el hábito nocturno habría aparecido cinco veces en forma independiente en este árbol filogenético. Como en todos los casos los animales nocturnos observados tenían ojos grandes, se puede pensar que cada vez que evolucionó el hábito nocturno los ojos grandes fueron también seleccionados. En otras palabras, estaríamos ante una convergencia evolutiva hacia los ojos de mayor tamaño entre los animales activos por la noche. Puesto que los ojos grandes no son heredados, sino que evolucionaron en forma independiente cinco veces en los animales nocturnos, podemos calcular la probabilidad P de que esto suceda al azar como $0.5^5 = 0.031$.

Si se recurre a un texto de estadística, se podrá ver que, como $P = 0.031$ es menor que 0.05 , hay una asociación estadísticamente significativa entre el tamaño de los ojos y la hora de actividad; en otras palabras, ahora sí se podría concluir que observar este patrón solo por azar es muy improbable, y que no es una casualidad que todos los animales nocturnos tengan ojos grandes. En este ejemplo se puede notar que no considerar la filogenia de los organismos lleva a obtener valores de P mucho más pequeños de lo que son en realidad: si bien P oscilará entre 0.031 y 0.500 , dependiendo de las relaciones filogenéticas entre los organismos, ignorar estas últimas nos condujo a un valor totalmente erróneo de $P = 0.00009$.

Certidumbre en lo incierto

El conocimiento científico siempre está sujeto a error, como cualquier otro producto del pensamiento humano. La diferencia con otras disciplinas es que en la ciencia siempre se mide la probabilidad de error, es decir, la P . Hace ya bastante

tiempo que los evolucionistas se dieron cuenta de que al estudiar la convergencia para tratar de demostrar la adaptación no podían calcular correctamente la P usando los procedimientos estadísticos convencionales: necesitaban considerar la filogenia.

Se conoce como método comparativo a un conjunto de métodos estadísticos que tienen en cuenta la filogenia para poner a prueba la hipótesis de que dos atributos están correlacionados como resultado de la convergencia evolutiva. Los datos filogenéticos son esenciales para distinguir qué atributos son compartidos entre las especies porque los heredan de un ancestro común (lo que se conoce como arrastre filogenético), y qué atributos son iguales como resultado de la convergencia evolutiva. Como ya se mencionó, estos últimos son los que nos brindan evidencia más clara acerca de la adaptación.

Como se vió en el ejemplo anterior, el valor de P depende de la filogenia que se emplee. Al árbol que se usa para hacer los cálculos se le conoce como hipótesis filogenética. Gracias al avance que experimentó la biología molecular durante las últimas décadas, en la actualidad se cuenta con historias evolutivas detalladas y confiables que permiten tener hipótesis filogenéticas más sólidas que en el pasado. Esto ha permitido hacer cálculos cada vez más certeros del verdadero valor de P con el que se pone a prueba las hipótesis de adaptación. Lo que es seguro es que si se ignora la filogenia, los valores de P siempre serán erróneamente pequeños (como sucedió en el ejemplo de los ojos de los animales nocturnos), y se podrá concluir que hay adaptaciones donde en realidad no las hay.

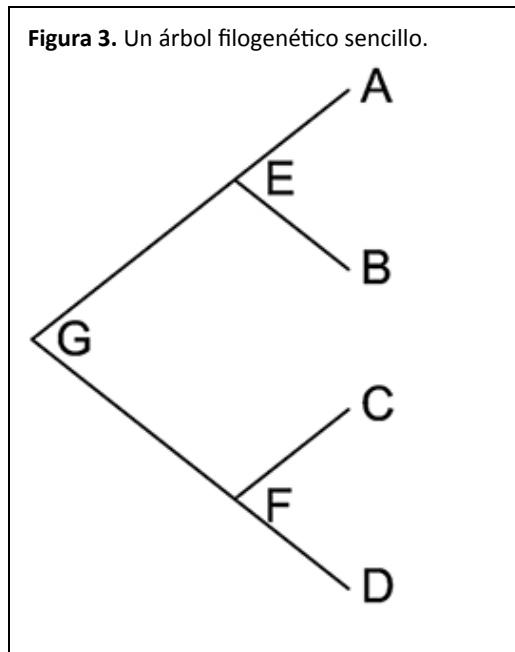
Los dos capítulos siguientes describen un procedimiento para probar la hipótesis de convergencia. Los lectores que no estén interesados en los detalles matemáticos pueden omitir dichas secciones.

Contrastes filogenéticamente independientes

Entre las muchas técnicas que conforman el método comparativo, una muy popular fue propuesta por Felsenstein (1985), que se conoce como método de contrastes filogenéticamente independientes (MCFI). Hay muchas variantes de esta aproximación, pero aquí se presentará la forma más sencilla del mismo. Una discusión detallada de este y otros métodos se puede encontrar en el libro clásico de Harvey y Pagel (1991).

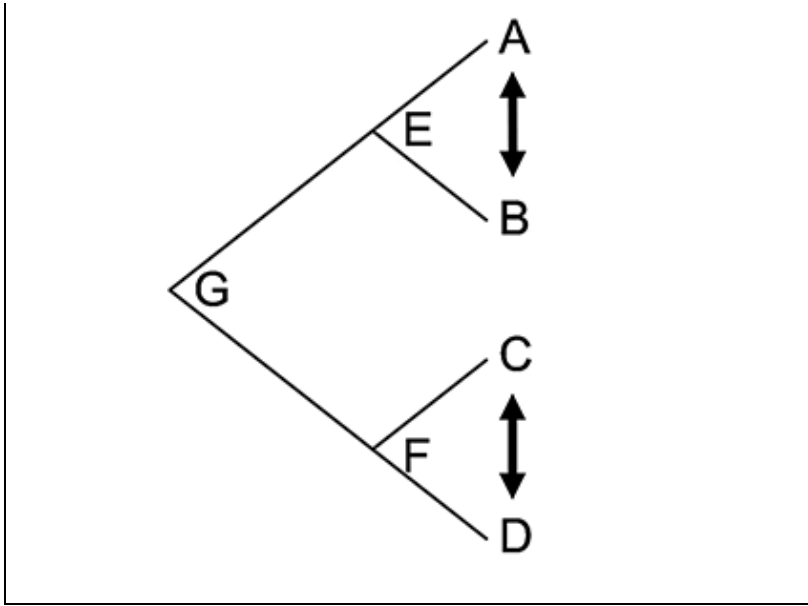
Supongamos que se están estudiando cuatro especies, A, B, C y D, para evaluar si un atributo x (por ejemplo, el tamaño de los ojos) está correlacionado con otro atributo y (la cantidad de luz disponible durante el horario de actividad). Se sabe, además, que el árbol filogenético es el que se muestra en la figura 3. Eso significa que las especies A y B pueden parecerse en sus valores de x y de y como resultado de arrastre filogenético, ya que ambas comparten un ancestro común, la especie extinta E; sin embargo, las diferencias que pueda haber entre A y B son el resultado de la evolución independiente de ambas especies desde que se separaron. Por lo

tanto, si A tiene un valor de x más grande que B, pero un valor de y más pequeño, se estaría ante evidencia de que ambas variables están correlacionadas negativamente y que ello no se debe al arrastre filogenético. Esta evidencia es débil, pues sólo se compararían dos especies. Para fortalecer la conclusión se pueden comparar las especies C y D, cuya evolución también ha sido independiente desde que se separaron de su ancestro F. Si otra vez se observa la misma correlación negativa, se puede decir que hubo una convergencia evolutiva entre A y C ya que ambas adquirieron atributos parecidos en forma independiente.



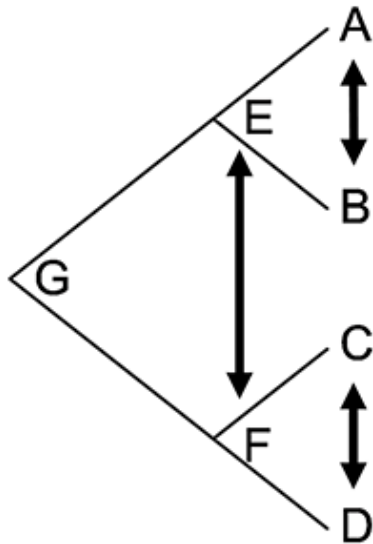
Hasta aquí solo se han hecho comparaciones entre las especies terminales del árbol filogenético. Si se representan las comparaciones con flechas, el procedimiento puede visualizarse como en la figura 4. Esta es una de las formas más sencillas del método comparativo, sin embargo es poco eficiente en el uso de los datos ya que apenas se tiene dos comparaciones posibles a partir de cuatro datos (uno para cada especie). Desde un punto de vista estadístico, $n = 4$, pues hay cuatro especies, pero solo $2 - 1 = 1$ grado de libertad, donde el 2 se refiere al número de comparaciones (hay que recordar que en todas las pruebas estadísticas se pierde al menos un grado de libertad). Un análisis estadístico que no contemple la filogenia como un análisis de correlación, tendría $n - 1 = 3$ grados de libertad. La diferencia parece poca en este ejemplo, pero si imaginamos un árbol filogenético con 16 especies, el análisis anterior tendría apenas 3 grados de libertad, pero la correlación tendría 15. Todo esto es relevante ya que mientras una prueba estadística cuente con más grados de libertad, esta será más poderosa.

Figura 4. Contrastes entre las especies terminales de un árbol filogenético.



El MCFI resuelve este problema al usar más eficientemente los datos. No es posible comparar las especies A y B con las C y D, ya que hacerlo acarrea problemas asociados al arrastre filogenético. Sin embargo, las especies E y F evolucionaron en forma independiente desde que se separaron de G, y por lo tanto se podría comparar sin problemas. Por lo tanto, Felsenstein señaló que en realidad es posible contar con tres comparaciones (figura 5), lo que significa que se cuenta con $3 - 1 = 2$ grados de libertad, y que es posible hacer una prueba estadística más poderosa. En general, el MCFI dispondrá de $n - 2$ grados de libertad si la hipótesis filogenética está bien resuelta.

Figura 5. Todos los posibles contrastes calculables en un árbol filogenético: Es posible comparar las especies ancestrales.



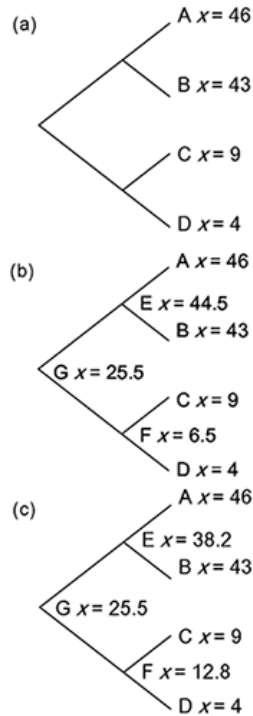
A la comparación representada por cada una de las flechas que se ve en las figuras anteriores se le llama contraste ya que se compara (contrasta) dos especies. Puesto que solo se compara especies que han evolucionado en forma separada, se dice que es un contraste filogenéticamente independiente, lo que le da nombre al método. Las versiones más sofisticadas del procedimiento tienen en cuenta los tiempos desde que las especies divergieron de sus ancestros, ya que las especies que se han separado recientemente serán más parecidas entre sí, y por lo tanto el arrastre filogenético será mayor.

La dificultad obvia radica en que para calcular el último contraste del análisis se necesita saber cómo eran los caracteres, tanto x como y, en las especies ancestrales E y F, las cuales, por lo general, no se pueden observar pues están extintas. El truco radica en que las especies A y B dan pistas sobre cómo era su ancestro E, y otro tanto puede decirse de C y D respecto a F. Al procedimiento empleado para estimar cómo eran E y F se le conoce como reconstrucción de caracteres ancestrales, en la jerga del método comparativo. Diferentes autores han propuesto una gran variedad de métodos para hacer esto.

Retrocediendo en el tiempo

Uno de los métodos de reconstrucción de caracteres ancestrales más sencillo fue propuesto por Huey y Bennet (1986). La idea parte de un supuesto muy sencillo: que las especies han cambiado muy poco a lo largo del tiempo. Si se acepta lo anterior, entonces puede demostrarse matemáticamente que las características de una especie deben ser iguales al promedio de los nodos que la rodean. En el caso del árbol filogenético que venimos usando, esto quiere decir que los caracteres de la especie E son el promedio de aquellos de las especies A, B y G. Un ejemplo puede ser útil para entender el procedimiento. Digamos que se conoce los valores del atributo x (el tamaño de los ojos) para las especies modernas (figura 6 a). Una primera aproximación es calcular los valores de las especies ancestrales simplemente como el promedio de las dos especies que descienden de ellas. En la figura 6 b es posible apreciar que el valor para la especie E no cumple el requisito de ser el promedio de sus nodos adyacentes, el cual sería el promedio de 46, 43 y 22.5, que es igual a 38.2, así es que todavía no se ha encontrado la solución. El siguiente paso es sustituir los valores calculados en el paso anterior por nuevos promedios, los cuales fueron calculados mediante el uso de todos los nodos vecinos (Figura 6 c).

Figura 6. Pasos necesarios para reconstruir los estados ancestrales. (a) Valores de la variable x observados en las especies modernas. (b) Estados ancestrales calculados al promediar los valores de las especies que se derivan de cada nodo. (c) Estados ancestrales obtenidos bajo el supuesto de cambios evolutivos mínimos.



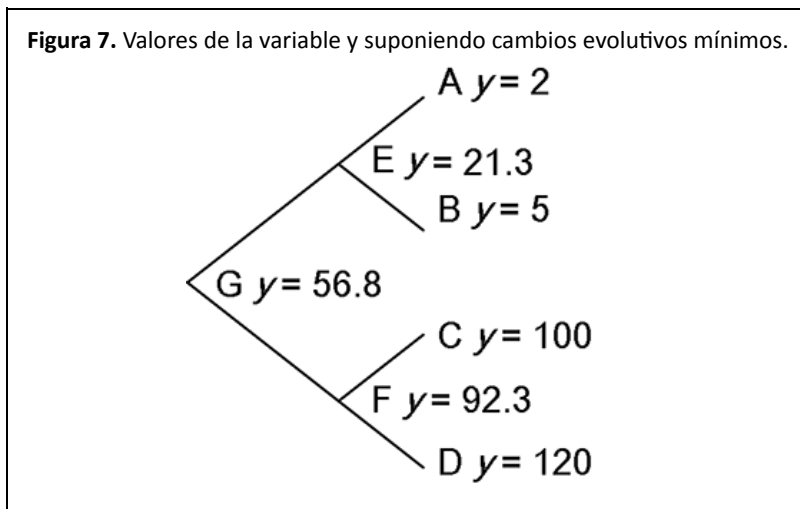
Los valores de las especies actuales no cambian ya que no se necesita estimarlos: se conocen con exactitud. Cuando los árboles filogenéticos son más grandes que el que estamos usando, generalmente es necesario repetir el procedimiento de calcular cada nodo como el promedio de sus vecinos hasta que los valores dejan de cambiar. Sin embargo, en este caso una verificación rápida muestra que E es el promedio de A, B y G; que F es el promedio de C, D y G, y que G es el promedio de E y F (figura 6 c). Ya se sabe cómo serían los ancestros si la evolución fuera muy perezosa. Como se ve en la última figura, las especies A y B tienen ojos grandes y descienden de un ancestro de ojos grandes, así que este procedimiento reproduce el fenómeno del arrastre filogenético.

Esto no significa que en realidad el ancestro E tuviera ojos con un tamaño de 38.2 exactamente, de hecho, lo más probable es que no haya sido así. Lo que hace el procedimiento de Huey y Bennet es hacer que, como la evolución es muy lenta, los organismos se parezcan mucho a sus ancestros y por lo tanto el arrastre filogenético sea lo más grande posible. Dado que el arrastre es el que genera problemas en el método comparativo, se estaría ante el peor escenario posible. Si aún así los datos muestran un patrón, es posible estar seguros de que este no es producto del arrastre filogenético, que es lo que queríamos hacer en un principio.

Repetiendo los pasos anteriores se puede reconstruir los caracteres ancestrales para el atributo y (la cantidad de luz disponible; figura 7). Una vez que se cuenta con los caracteres de todas las especies, actuales y pretéritas, es posible calcular los contrastes filogenéticamente independientes. La manera más sencilla de comparar

(contrastar) dos números es una simple resta. Generalmente se hace la resta en el orden necesario para que el contraste de la variable x sea positivo, es decir, se resta $A - B$ y no $B - A$. Es crucial que se mantenga el mismo orden cuando se calcule el contraste para la variable y , sin importar si el resultado es positivo o no. La siguiente tabla muestra los tres contrastes que se puede calcular para cada variable:

<i>Comparación</i>	<i>Contraste x</i>	<i>Contraste y</i>
$A - B$	3.0	-3.0
$C - D$	5.0	-20.0
$E - F$	25.3	-71.0



Los tres contrastes de y fueron negativos. Esto significa que siempre la especie con ojos más grandes estaba activa en horas con menos luz.

El último paso consiste en calcular la probabilidad de que el patrón encontrado se deba al azar. La opción más sencilla es aplicar la prueba del signo, la cual se basa en que, si no hay relación entre el tamaño de los ojos y la luz disponible, cada uno de los contrastes de y hubiera podido ser tanto positivo como negativo con la misma probabilidad de 0.5. La probabilidad de que en tres ocasiones el contraste haya sido negativo es de $P = 0.5^3 = 0.125$. Como este número es mayor que 0.05, la conclusión sería que el patrón no es significativo y que no hay evidencia de que los organismos activos en horas de oscuridad tengan los ojos más grandes.

Sin embargo, el objetivo del MCFI es hacer el uso más eficiente posible de los datos, y el cálculo anterior pierde información en el proceso. Solo se observó que en los tres contrastes el organismo de ojos más grandes estaba activo en horas con menos luz, pero se omitió parte de la información: ojos más grandes, sí, pero ¿qué tanto más grandes?, ¿qué tanto más oscuras eran las horas de actividad? Como

ambas variables, tamaño y luminosidad, son continuas, hay que hacer una regresión. Grafen (1989) propuso que el análisis correcto era aquél en el que la recta ajustada pasara por el origen, a lo que llamó regresión filogenética.

Usando cualquier programa estadístico se puede hacer una regresión de los contrastes de y contra los contrastes de x especificando que el intercepto es cero, en cuyo caso la regresión es significativa ($F_{1,2} = 166.18$, $P = 0.049$). Esto muestra que la regresión filogenética es más poderosa que la prueba del signo, ya que fue capaz de demostrar, con los mismos datos, que los organismos nocturnos tienen los ojos más grandes. Se ha contestado la pregunta inicial, y es muy seguro que el patrón no se debe al azar o al arrastre filogenético; lo más probable es que se trate de una convergencia evolutiva y por lo tanto que los ojos grandes sean una adaptación a la oscuridad.

El ejemplo anterior es totalmente ficticio. Para ilustrar cómo funciona el método comparativo en ecología, a continuación se presentan dos casos reales en los que se ha aplicado el MCFI.

Beber el aire del desierto

Ser una planta en el desierto representa la obvia dificultad de obtener el agua necesaria para hacer fotosíntesis y sobrevivir. Una fuente de humedad que frecuentemente es olvidada en los desiertos es la niebla, la cual en México puede representar hasta una cantidad equivalente al agua de lluvia para aquellos organismos capaces de aprovecharla. En varias cadenas montañosas de zonas áridas de México, las nubes chocan contra los macizos en altitudes bien definidas llamadas cinturones de condensación. En estos sitios se desarrolla un tipo de vegetación característico, el matorral rosetófilo montano, el cual se caracteriza por tener una alta diversidad y abundancia de plantas con forma de roseta (Martorell y Ezcurra, 2002). Estas plantas se caracterizan por tener tallos muy cortos recubiertos por hojas alargadas, como es el caso de los magueyes (*Agave* spp.), e izotes (*Yucca* spp.), grupos que pertenecen a la familia de las agaváceas. Sin embargo, las plantas rosetófilas han evolucionado en un gran número de géneros de varias familias, como las nolináceas, las bromeliáceas, las arecáceas y las crasuláceas, las cuales son elementos importantes del matorral rosetófilo montano. Es decir, aparentemente se está ante un caso de convergencia evolutiva (Martorell y Ezcurra, 2007).

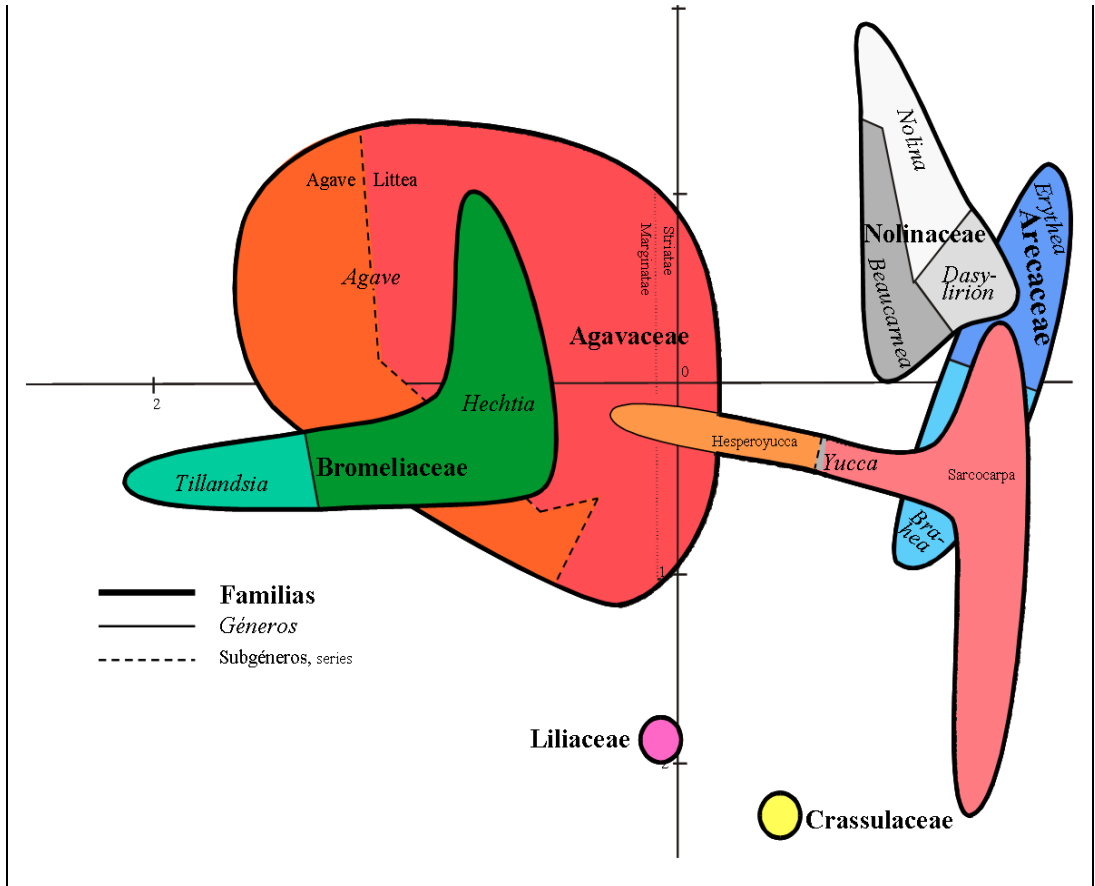
Una de las ventajas de tener forma de roseta en los desiertos es que esta forma se asemeja a un embudo. De este modo, la lluvia que cae sobre la planta es conducida directamente hacia la raíz, donde puede ser aprovechada. Como las hojas suelen estar recubiertas de ceras hidrofóbicas, el agua escurre en su totalidad aún cuando la lluvia sea muy ligera. La niebla no es más que un conjunto de gotitas muy pequeñas suspendidas en el aire, y las rosetófilas pueden conducir las hacia la raíz siempre y cuando puedan atraparlas.

Para interceptar una gotita de niebla lo mejor son las superficies angostas. Se sabe que las rosetas con hojas largas y delgadas capturan más agua de lluvia que aquellas que tienen hojas masivas, como los magueyes pulqueros. Las plantas con muchas hojas también capturan más agua, en especial si las hojas están ubicadas lejos del suelo. Esto último significa que las rosetas con troncos alargados (cáudices) deben ser más eficientes para tomar el agua de la niebla. En muchos de estos casos, las hojas secas permanecen pegadas al tronco, formando un collar marcescente que, al estar recubierto de ceras, facilita el escurrimiento del agua hasta el suelo. Así, las plantas muy eficientes para capturar y escurrir el agua de niebla deberían tener muchas hojas delgadas, cáudices con collar marcescente y otras características. Cuando se seleccionan muchos atributos en conjunto, como en este caso, se dice que se trata de un síndrome, el cual en este caso ha sido llamado síndrome de hoja angosta (Martorell y Ezcurra, 2007).

Si es que la cosecha de agua a partir de la neblina es uno de los factores que han dirigido la evolución de las rosetófilas, se esperaría que aquellas especies que viven en cinturones de condensación presenten el síndrome de hoja angosta. Esta hipótesis involucra una adaptación, y ya que hay varias especies que pudieron desarrollar dicho síndrome como una convergencia, es posible emplear el método comparativo para ponerla a prueba.

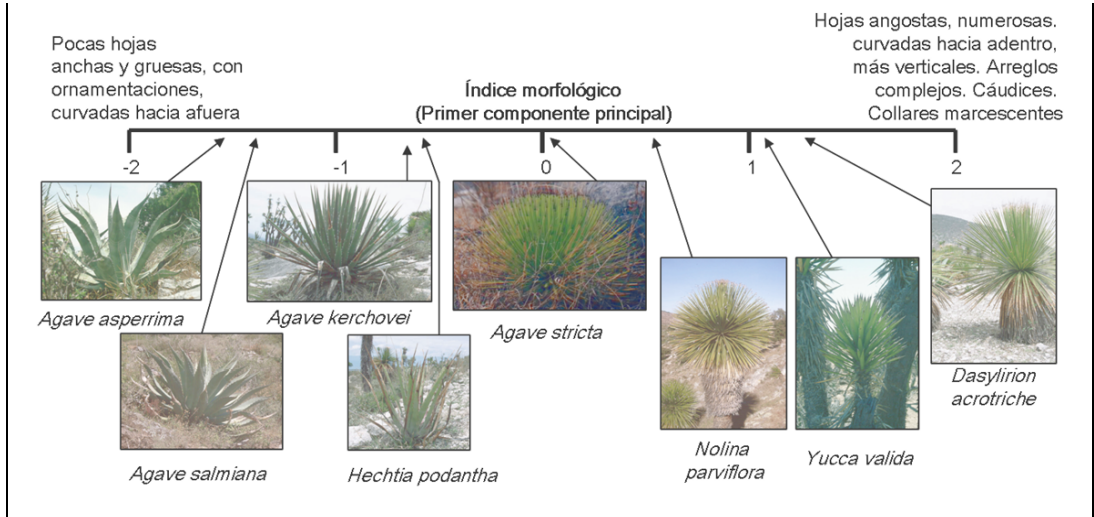
En un estudio realizado en montañas áridas de Baja California Sur, Querétaro, Hidalgo y Puebla se encontraron ciertas fajas altitudinales en las cuales se desarrolla el matorral rosetófilo montano. En ellas se registraron 30 especies de plantas con forma de roseta, pertenecientes a seis familias diferentes. Se midieron nueve atributos morfológicos en cada especie y se sintetizaron mediante un análisis de componentes principales (Martorell y Ezcurra, 2002, 2007). Dicho procedimiento genera variables cuantitativas que permiten describir fácilmente la forma. La figura 8 muestra el morfoespacio ocupado por las diferentes especies, según su clasificación taxonómica. Puntos cercanos en el morfoespacio corresponden a especies que tienen formas parecidas. Como se puede ver, las diferentes familias ocupan áreas pequeñas y bien definidas del morfoespacio, lo que indica que todos sus miembros son semejantes, ilustrando el efecto del arrastre filogenético. Sin embargo, también hay traslapes entre las familias; por ejemplo, el género *Agave* y las bromeliáceas se enciman, sugiriendo convergencia evolutiva. Algo parecido sucede con *Yucca*, las nolináceas y las palmas (*Arecaceae*).

Figura 8. Morfoespacio definido por los dos primeros componentes principales basado en nueve atributos morfológicos. Dos puntos que se encuentren cercanos en esta gráfica corresponderían a especies semejantes morfológicamente. Los polígonos muestran el área ocupada por diferentes especies según su clasificación taxonómica.



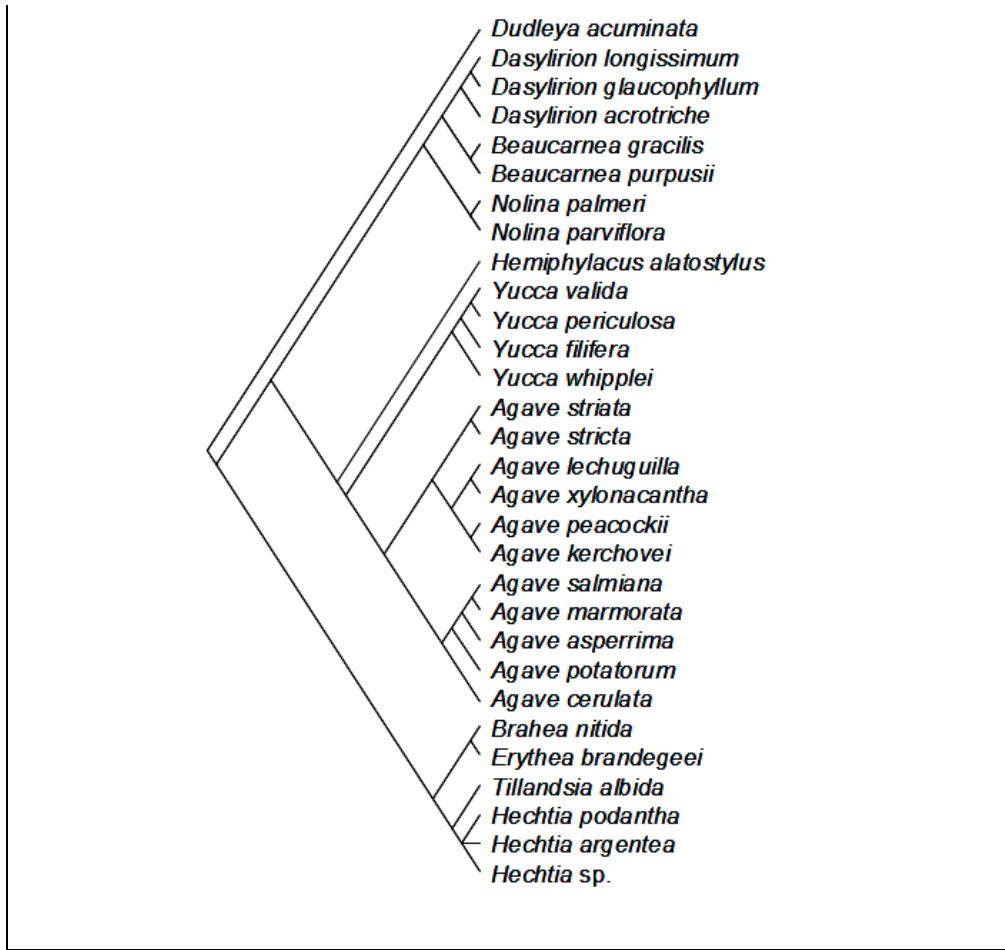
El primer componente principal es una medida del síndrome de hoja angosta. Las especies que tuvieron valores positivos del índice tienen numerosas hojas delgadas, curvadas hacia adentro y muy inclinadas (lo que favorece el escurrimiento hacia la raíz), cáudices, collares marcescentes y otras características adicionales que favorecen la captación de niebla. Las plantas con valores negativos tienen las características opuestas (figura 9). Por lo tanto, se usó el primer componente principal como un índice morfológico.

Figura 9. Algunas especies de plantas rosetófilas y su índice morfológico. Las especies con valores más altos del índice presentan el síndrome de hoja angosta.



La hipótesis biológica a probar, es decir, que las rosetófilas de los cinturones de condensación tendrían el síndrome de hoja angosta, puede expresarse estadísticamente como que aquellas especies que tienen índices morfológicos más altos se distribuirán más cerca de los cinturones de condensación. Esto último se midió como la diferencia entre el promedio de las altitudes en las que se encontraron los individuos de la especie y la altitud donde se desarrolla el matorral rosetófilo montano. Usando dichos datos se aplicó el MCFI, reconstruyendo los estados ancestrales por el método de Huey y Bennet y la prueba del signo para calcular la significancia. Dicha prueba se aplicó en lugar de la regresión filogenética ya que los supuestos estadísticos del análisis de regresión no se cumplían. La hipótesis filogenética empleada se basó en la clasificación taxonómica de las plantas y las filogenias publicadas para diferentes taxa (figura 10).

Figura 10. Filogenia de especies de rosetófilas encontradas en cuatro zonas áridas de México.



El análisis por MCFI resultó significativo (20 de 28 contrastes apoyaron la hipótesis, $P = 0.028$), lo que demuestra una tendencia evolutiva hacia el síndrome de hoja angosta en los cinturones de condensación. Un experimento de simulación de niebla demostró que las plantas con mayores valores del índice morfológico son más eficientes para tomar el agua suspendida en la niebla. Todo esto sugiere que algunas de las plantas con forma de roseta han desarrollado características que les permiten aprovechar la niebla. Otras, como los agaves de grandes hojas carnosas, son incapaces de tomar agua de la niebla, pero viven en ambientes donde este recurso no es abundante.

Hay otro grupo de plantas rosetófilas que han desarrollado las mismas características en forma independiente. Se trata de las bromeliáceas (*Tillandsia*) epífitas, que viven en selvas y bosques. A pesar de que en estos ecosistemas llueve mucho más que en los desiertos, la copa de los árboles es un ambiente seco donde han evolucionado plantas adaptadas a la aridez, como algunas cactáceas. Las bromelias epífitas se parecen mucho a las plantas que tienen el síndrome de hoja angosta precisamente porque también hacen uso del agua de niebla para subsistir en un ambiente árido.

La vida de las cactáceas en los acantilados

Dentro del género de cactáceas *Mammillaria* hay muchas especies saxícolas, es decir, que solo viven en acantilados. Esto implica costos altos, ya que no es fácil reproducirse en este tipo de ambientes, las plantas suelen caer, y hay poco suelo, agua y nutrientes. Algunas especies viven incluso sobre rocas calcáreas o de yeso que liberan sustancias que pocas plantas pueden tolerar en grandes cantidades.

Vivir en los acantilados debe reportar un beneficio lo suficientemente grande para compensar estos costos. Entre las posibilidades está la regulación de la temperatura. Las temperaturas extremas representan un problema particularmente complejo para las plantas pequeñas, como las cactáceas del género *Mammillaria*, ya que la superficie del suelo de los desiertos rebasa habitualmente los 70 °C; en estas condiciones, las plantas solo son capaces de subsistir en sitios resguardados del calor, como sucede bajo los arbustos o junto a grandes rocas.

Los acantilados, al ser verticales, reciben muy poca radiación solar al mediodía, cerca de la tercera parte de la que incide en una zona plana a esa hora, lo cual es importante ya que este es el periodo del día en el que se registran las mayores temperaturas. Como resultado, la temperatura máxima del suelo en un acantilado puede ser 15 °C menor que en una zona plana. *Mammillaria crucigera*, una planta que vive en acantilados del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, puede experimentar temperaturas máximas por arriba de los 50 °C si se le coloca en un sitio plano, pero en los acantilados se mantiene 10 °C más fresca (Martorell y Patiño, 2006).

El Valle de Tehuacán presenta un gradiente altitudinal que va desde 400 hasta cerca de 3000 msnm. Las regiones altas no alcanzan temperaturas tan altas como el fondo del valle, por lo que no se esperaría ninguna presión evolutiva para desarrollar adaptaciones a la vida en los acantilados en lo alto de las montañas.

Para probar si las especies de zonas calientes presentan una convergencia hacia el saxicolismo, se evaluó si había alguna relación entre la altitud y la pendiente del suelo en la que crecen diez especies del género *Mammillaria*. El efecto del arrastre filogenético se tuvo en cuenta mediante el MCFI, reconstruyendo los caracteres ancestrales mediante el método de Huey y Bennet, y la significancia se evaluó mediante la regresión filogenética. Las relaciones filogenéticas entre las diez especies se muestran en la figura 11.

Se encontró que no solo las mamilarias que crecen en las zonas bajas habitan sitios más empinados, sino que el MCFI demostró que este patrón se debe, al menos en parte, a la convergencia evolutiva ($F_{1,9} = 4.94$, $P = 0.031$). De hecho, las dos especies que crecen estrictamente en acantilados verticales (*M. crucigera* y *M. huitzilopochtli*) habitan las zonas más bajas y calientes del Valle. Otra especie típica de zonas bajas, *M. supertexta*, muchas veces también se encuentra creciendo en acantilados rocosos, aunque en algunas ocasiones se desarrolla en laderas empinadas cubiertas por selva baja caducifolia (Martorell y Patiño, 2006).

Lo anterior no significa que no haya arrastre filogenético, sino que este no

explica el patrón en su totalidad. De hecho, *M. crucigera*, *M. huitzilopochtli* y *M. supertexta*, las especies más saxícolas, están cercanamente emparentadas. Todas pertenecen a la serie *Supertextae* del género *Mammillaria*. Es posible que los ancestros de estas especies hayan crecido en laderas empinadas, pero también que alguna característica ancestral de la serie haya facilitado la evolución del saxicolismo en sus descendientes.

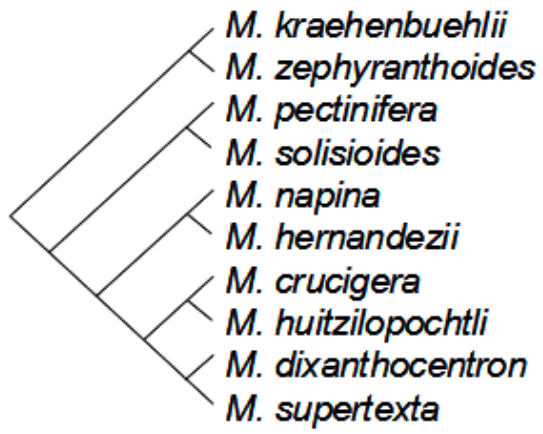
El estudio de las adaptaciones en ecología

Los dos casos anteriores ejemplifican cómo las plantas enfrentan las dificultades que el medio árido les impone. Abordan, por lo tanto, la pregunta eminentemente ecológica de cómo se relacionan los organismos con su ambiente. La convergencia evolutiva ha intrigado a los ecólogos desde hace mucho tiempo y a niveles que van más allá de las características de los individuos. Hay comunidades vegetales enteras que presentan características semejantes, como los matorrales mediterráneos de los hemisferios norte y sur, los cuales han experimentado historias evolutivas completamente diferentes. Alejandro de Humboldt, a quien podría contarse entre los precursores de la ecología, ya se mostraba sorprendido por las similitudes en la vegetación que había descubierto en los Andes y en los Alpes.

Sin embargo, el estudio de la convergencia evolutiva por sí solo no basta para el estudio de la adaptación desde una perspectiva ecológica. Hay que demostrar cómo funcionan las adaptaciones putativas en la naturaleza. En los dos estudios anteriores esto se hizo midiendo la capacidad de captación de niebla en plantas diferentes, o la temperatura en cactus ubicados en diferentes sitios. Es ahí donde realmente se entra en contacto con el vínculo entre el organismo y su medio. El método comparativo solo nos aporta evidencia de que ese vínculo puede ser el resultado de una historia evolutiva, es decir, indica que estamos ante una adaptación legítima y no tan sólo ante una exaptación, como insistía Stephen Jay Gould.

Todos los ejemplos citados en el primer párrafo de este capítulo han sido analizados con el método comparativo. Todos ellos ilustran el papel fundamental que el estudio de la convergencia evolutiva ha tenido en la comprensión de la naturaleza.

Figura 11. Filogenia de diez especies de *Mammillaria* endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.



Referencias

- Bosque, C., y Bosque, M. T. (1995). Nest predation as a selective factor in the evolution of developmental rates in altricial birds. *The American Naturalist*, 145, 234-260.
- Bro-Jørgensen, J. (2007). The intensity of sexual selection predicts weapon size in male bovids. *Evolution*, 61, 1316–1326.
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125, 1-15.
- Gould, S.J., y Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 205, 581-598.
- Grafen, A. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 326, 119-156.
- Harvey, P. H., y Pagel, M. D. (1991). *The comparative method in evolutionary ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- Hewitt, N. (1998). Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia*, 114, 432-440.
- Huey, R. B., y Bennett, A. F. (1986). A comparative approach to field and laboratory studies in evolutionary biology. In M. E. Feder y G. V. Lauder (Eds.), *Predator-prey relationships: perspectives and approaches for the study of lower vertebrates* (pp. 82–96). Chicago: University of Chicago Press.
- Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., y Proctor, J. (2007). Fine root growth and nutrient release in decomposing leaf litter in three contrasting vegetation types in central Amazonia. *Plant Ecology*, 192, 225-236.
- Martorell, C., y Ezcurra, E. (2002). Rosette scrub occurrence and fog availability in arid mountains of Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 13, 651-662.
- Martorell, C., y Ezcurra, E. (2007). The narrow-leaf syndrome: a functional and evolutionary approach to the form of fog-harvesting rosette plants. *Oecologia*, 151, 561-573.
- Martorell, C., y Patiño, P. (2006). Globose cacti (*Mammillaria*) living on cliffs avoid high temperatures in a hot dryland of Southern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 67, 541-552.
- McComb, K., y Semple, S. (2005). Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biology Letters*, 1, 381-385.
- Tieleman, I., Williams, J. B., y Bloomer, P. (2003). Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270, 207-214.
- Wlasiuk, G., Garza, J. C., y Lessa, E. P. (2003). Genetic and geographic differentiation in the rio negro tuco-tuco (*Ctenomys rionegrensis*): inferring

the roles of migration and drift from multiple genetic markers. *Evolution*, 57, 913-926.

COEVOLUCIÓN

Etzel Garrido, Diego Carmona, Guadalupe Andraca-Gómez, Johnattan Hernández-Cumplido, Carlos E. Bustos-Segura y Juan Fornoni⁶¹

Introducción

Todos los seres vivos que habitamos el planeta interactuamos, ya sea con individuos de nuestra especie y/o con individuos de otras especies. Desde una bacteria hasta un mamífero, todos estamos expuestos, durante algún momento de nuestra vida, a los beneficios y riesgos de interactuar con otros. En ecología de poblaciones se entiende a las interacciones ecológicas (competencia, depredación, mutualismo, etc.) como un proceso que puede afectar tanto la supervivencia como la tasa de crecimiento poblacional de las especies involucradas. En biología evolutiva, en cambio, se estudian las consecuencias de las interacciones sobre la trayectoria evolutiva de las poblaciones y de las especies a través de los caracteres involucrados en la interacción. Una de las consecuencias evolutivas de las interacciones entre linajes, especies, poblaciones, sexos, genes, etc., es la posibilidad de que ocurra coevolución. A pesar de que Darwin nunca utilizó la palabra coevolución en su libro *El Origen de las Especies*, muchas veces usó el término coadaptación para hacer referencia a las adaptaciones que presentan los individuos como resultado de su interacción interespecífica con otro. Es decir, Darwin entendía la coadaptación como cambios recíprocos entre los individuos de diferentes especies.

En 1964, Paul Ehrlich y Peter Raven acuñaron el término coevolución a partir de analizar las asociaciones entre varios linajes de mariposas fitófagas y las especies de plantas emparentadas que consumen. En un intento por precisar el concepto de coevolución, Daniel Janzen (1980) propuso definir la coevolución como el cambio evolutivo en una característica de los individuos de una población en respuesta a una característica de los individuos de una segunda población, seguida por una respuesta evolutiva de la segunda población a un cambio en la primera. Pocos años después, Douglas Futuyma y Montgomery Slatkin (1983) plantearon que la coevolución involucra cambios genéticos en los individuos de dos o más especies que interactúan ecológicamente. Quizá la definición de coevolución más aceptada actualmente sea la propuesta por Douglas Futuyma (2009), la cual establece que la coevolución es la evolución conjunta entre los individuos de dos o más especies que interactúan, las cuales evolucionan en respuesta a las presiones de selección

impuestas de manera recíproca. Es decir, un proceso coevolutivo ocurre cuando las trayectorias evolutivas (*i.e.* cambios genéticos en las poblaciones como resultado de una interacción ecológica) de diferentes grupos de organismos no son independientes unas de las otras. Sin embargo, todas las definiciones anteriores suponen que la coevolución ocurre únicamente a nivel de especies, es decir, ninguna considera que el proceso coevolutivo ocurre también entre genes (Hurst *et al.*, 1996), entre genomas (Rand *et al.*, 2004) o entre sexos (Arnqvist y Rowe, 2002). De esta manera, una definición general de coevolución debería considerar que los atributos que coevolucionan están determinados por genes, los cuales, a su vez, pueden coevolucionar. Por lo tanto, a lo largo de este capítulo se considera como coevolución al proceso cuyo resultado involucra cambios genéticos recíprocos promovidos por selección natural entre unidades de replicación (genes, individuos, poblaciones, especies, etc.) que interactúan.

Ehrlich y Raven (1964) no solo acuñaron el término coevolución, además propusieron un mecanismo a través del cual el proceso de selección recíproca que ocurre a nivel poblacional (coadaptación), puede ser el motor de la diversificación paralela entre linajes de plantas y herbívoros (coespeciación). La hipótesis conocida actualmente como coevolución por escape y radiación establece que la adquisición de una novedad evolutiva en un linaje de plantas le permitió escapar de la presión de selección impuesta por sus herbívoros. En esta forma, dicho linaje de plantas ocupó nuevos nichos, promoviendo su radiación. Posteriormente, aquellos linajes de insectos herbívoros capaces de consumir a los nuevos linajes de plantas radiaron siguiendo a sus plantas huésped, iniciando nuevamente el ciclo. De esta manera, la hipótesis de escape y radiación ha sido un intento por ligar el proceso microevolutivo, responsable de la coadaptación, con los patrones macroevolutivos que representan coespeciación.

Cuando las filogenias de dos linajes que interactúan ecológicamente muestran un patrón de diversificación paralela, consideramos que dicho patrón pudo originarse por un proceso de coevolución (Futuyma, 2009). Sin embargo, como se verá más adelante, la diversificación paralela no implica necesariamente coevolución ya que esta no siempre ha generado patrones de diversificación paralela entre linajes o entre especies. Actualmente se cuenta con muy poca evidencia empírica que permita concluir que el proceso coevolutivo que ocurre dentro de las poblaciones es capaz de explicar los patrones filogenéticos de linajes o especies que interactúan. Hoy se sabe que los patrones macroevolutivos de diversificación paralela entre especies pueden surgir antes del proceso de coadaptación por razones históricas y/o biogeográficas. De la misma manera, las comparaciones entre filogenias de especies que interactúan, pocas veces muestran patrones de diversificación paralela, sugiriendo que, a pesar de que ocurra coadaptación, sus consecuencias son menos predecibles de lo que la teoría propone.

La mayor parte de los estudios de coevolución solo exploran si hay condiciones para la ocurrencia de selección recíproca entre poblaciones siguiendo una aproximación microevolutiva (coadaptación), o si los patrones filogenéticos apoyan la hipótesis de diversificación paralela (coespeciación). A pesar de que la mayoría de las interacciones bióticas –incluyendo aquellas entre competidores, depredador-presa, hospedero-parásito, hospedero-simbionte, etc.– pueden generar selección recíproca, los patrones macroevolutivos que emergen a lo largo del tiempo dependen de la naturaleza de la interacción, la arquitectura genética de los atributos involucrados y del grado de migración entre las poblaciones (Wade, 2007). Por lo tanto, solo a través de examinar la ocurrencia del proceso coevolutivo a nivel poblacional en conjunto con el análisis de los patrones macroevolutivos es posible concluir que dichos patrones fueron resultado de un proceso de coevolución. Ningún estudio, a la fecha, ha demostrado, en un mismo complejo de especies que interactúan, que la selección recíproca ha sido el motor de la diversificación paralela. Esto no significa que la coevolución no haya ocurrido o que no sea importante. Por el contrario, la evidencia indica que la coevolución puede ocurrir a varios niveles, entre especies, sexos, organelos y genes (cuadro 1) y que ha jugado un papel importante en la historia de la vida en el planeta. No se puede descartar, sin embargo, la posibilidad de que la fuerza evolutiva de las interacciones haya interactuado con otros procesos durante la historia evolutiva de las especies, evitando que los patrones de diversificación de grupos que interactúan reflejen los efectos del proceso coevolutivo mediado exclusivamente por selección natural. De manera independiente, los estudios micro- y macroevolutivos han hecho aportes relevantes para entender el papel de las interacciones ecológicas en la generación de la diversidad biológica.

CUADRO 1

Coevolución a distintos niveles: conflicto entre los interactuantes

Coevolución entre genes. Muchas especies de plantas con flores hermafroditas presentan individuos estériles para la función masculina, es decir, no producen granos de polen viables. Se sabe que la esterilidad masculina es resultado de la acción de un gen mitocondrial que interactúa con los genes nucleares responsables del desarrollo de las estructuras sexuales masculinas de las flores. A su vez, existen genes en el núcleo que restauran la función masculina atenuando el efecto del gen mitocondrial. La interacción entre estos genes es de tipo antagonista y surge por la ocurrencia de un conflicto intra-genómico (núcleo-mitocondria). A diferencia de los genes nucleares que se heredan por vía materna y paterna, los genes mitocondriales solo se heredan por vía materna. Así, cualquier gen mitocondrial que pueda incrementar la proporción de hembras en la descendencia, incrementará su frecuencia respecto a otros genes mitocondriales que no modifiquen la proporción de sexos a la siguiente generación. Sin embargo, al aumentar la frecuencia de individuos estériles se reducirá el éxito en la producción de semillas por la ausencia de suficiente polen en la población. Este escenario favorecerá cualquier mutación en los genes nucleares que permita restaurar la función masculina y la proporción de sexos en la población. El ciclo puede continuar indefinidamente si una vez restaurada la función masculina vuelve a aparecer un mutante del gen mitocondrial que pueda esterilizarla nuevamente. Esta dinámica entre los genes mitocondriales de

esterilidad y los nucleares de restauración es una forma de coevolución ya que ambos ejercen presiones recíprocas de selección, promoviendo una constante coadaptación. Este fenómeno ha sido ampliamente estudiado en especies cultivadas, como el arroz, el tomillo limonero (*Thymus vulgaris*) y el arbusto tropical *Herythroxyllum havanense* en la selvas secas de México (Domínguez *et al.*, 1997).

Coevolución entre sexos. En las mariposas poliándricas del género *Heliconius*, las hembras obtienen beneficios de los apareamientos múltiples ya que los eyaculados de los machos contienen nutrientes y sustancias defensivas que ellas pueden utilizar. Dado que las hembras pueden utilizar todas las sustancias nutritivas del eyaculado antes de usar el esperma –y por lo tanto antes de aparearse de nuevo–, la selección natural podría favorecer adaptaciones masculinas que disminuyan la tasa de digestión de los espermatozoides para reducir las oportunidades de múltiples apareamientos y así asegurar la paternidad de los machos. Por ejemplo, la selección natural podría favorecer a aquellos machos que producen espermatozoides con cubiertas gruesas y duras que disminuirían su tasa de degradación. A su vez, estas adaptaciones masculinas generarían una presión de selección sobre las hembras para adquirir mayor eficiencia en la apertura y digestión de los espermatozoides. En un estudio realizado por Víctor Sánchez y colaboradores (Sánchez *et al.*, 2011) se demostró que la presencia de signas (estructuras esclerotizadas en forma de espinas localizadas dentro de la espermateca de la hembra) sirven para romper más rápido el espermatozoides, permitiendo a la hembra el acceso rápido a las sustancias nutritivas del eyaculado. Este proceso de adaptaciones femeninas y contra-adaptaciones masculinas podría dar origen a un proceso coevolutivo del tipo carrera armamentista entre los signa y las características del espermatozoides. Finalmente, es importante señalar que, dentro del género *Heliconius*, las especies monándricas no presentan signas mientras que las especies poliándricas sí. Además, las especies poliándricas presentan espermatozoides con cubiertas más gruesas respecto a los espermatozoides de especies monándricas. Los resultados anteriores apoyan la expectativa de que la evolución de los signa podría ser el resultado de una coevolución de tipo antagonista entre los sexos. Estudios con libélulas también han encontrado evidencia de coevolución entre sexos, asociado con la forma y función de las genitales (Córdoba-Aguilar, 2005).

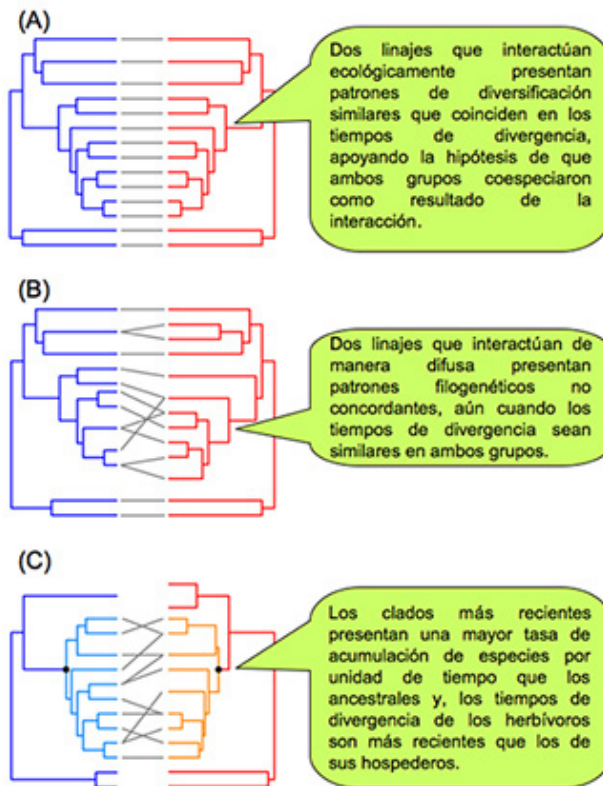
Daniel Janzen (1980), propuso una definición más estricta de coevolución, en la cual distinguió dos tipos; la coevolución pareada o específica, en donde solo interactúan individuos de dos especies; y la coevolución entre gremios o difusa, en donde los individuos de una especie pueden interactuar simultáneamente con individuos de varias especies (cuadro 2). Hoy se sabe que uno de los escenarios más comunes en la naturaleza es la coevolución difusa. Por ejemplo, una especie de planta tiene más de un polinizador, más de una especie de parásito, más de un tipo de herbívoro, más de un depredador, etc. Iwao y Rausher (1997) desarrollaron un protocolo experimental que permite demostrar, utilizando las herramientas de la genética cuantitativa, si la interacción entre individuos de más de dos especies puede generar patrones de coevolución difusos en aquellos caracteres involucrados en la interacción. Este escenario correspondería a situaciones en donde la respuesta evolutiva en una de las especies involucradas en la interacción depende de la presencia de terceras especies (Carmona y Fornoni, 2013) (cuadro 3). Solo combinando la aproximación micro y macroevolutiva es posible apoyar la hipótesis de que la coevolución ha sido responsable de la generación de la biodiversidad.

CUADRO 2. Tipos de coevolución

Coevolución pareada o específica. Cuando el proceso coevolutivo ocurre entre individuos de dos especies que mantienen una interacción ecológica el resultado puede generar un patrón de diversificación (coespeciación) paralela. En particular, la diversificación paralela puede ocurrir también por eventos de vicarianza que promuevan la especiación conjunta de ambos grupos.

Coevolución entre gremios o difusa. Esta forma de coevolución puede ocurrir cuando individuos de una especie interactúan simultáneamente con individuos de varias especies diferentes. Esta forma de coevolución es, probablemente, la más común en condiciones naturales. Es posible que a nivel macroevolutivo esta forma de coevolución se refleje en la ocurrencia de patrones de diversificación no concordantes entre los linajes que interactúan. Es importante remarcar que la presencia de filogenias no concordantes entre grupos que interactúan no es evidencia de que la coevolución haya sido necesariamente de tipo difuso.

Coevolución de escape y radiación. Esta forma de coevolución se propuso como hipótesis para explicar los patrones macroevolutivos de plantas y sus herbívoros asociados (Ehrlich y Raven, 1964). De acuerdo con la hipótesis, la presión de selección que imponen los herbívoros sobre las plantas favorecería la adquisición por parte de estas de cualquier novedad evolutiva que le confiriera alguna forma de escapar a dicha presión de selección. A su vez, el escape permitiría que el linaje radiara como resultado de ocupar nuevos nichos libres de herbívoros. Sin embargo, las nuevas especies se convertirían rápidamente en recursos potenciales, eventualmente colonizados por herbívoros cercanos filogenéticamente a aquellos que consumían a los ancestros, que seguirían el patrón de radiación de sus nuevos hospederos. Esta dinámica generaría que las plantas y sus herbívoros desarrollaran patrones de radiación desfasados en el tiempo evolutivo. Además, los herbívoros filogenéticamente cercanos consumirían especies de hospederos cercanos filogenéticamente. Con el tiempo se espera que la tasa de acumulación de especies por unidad de tiempo aumente tanto en las plantas como en los herbívoros.



Cuadro 2-figura 1. Relaciones filogenéticas hipotéticas entre dos linajes que interactúan ecológicamente de acuerdo con las tres formas posibles de coevolución. Cada forma de coevolución

se refleja en diferentes señales en las filogenias de ambos grupos. (A) Coevolución pareada o específica. (B) Coevolución entre gremios o difusa. (C) Coevolución de escape y radiación. El color dentro de las filogenias indica la adquisición de una variante adaptativa. Las líneas grises unen especies que interactúan y, por lo tanto, indican qué tan difuso podría ser el proceso coevolutivo.

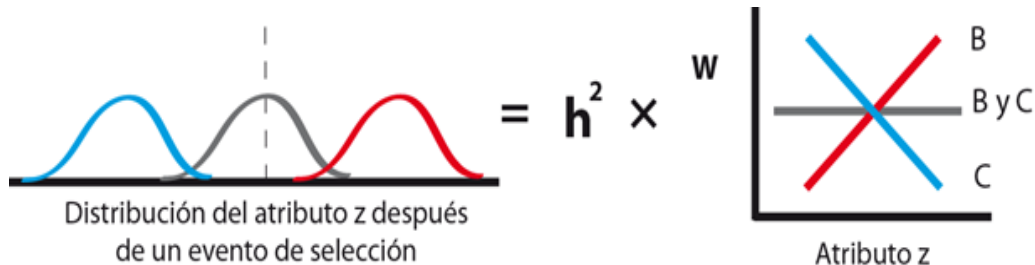
Aspectos microevolutivos: coadaptación

Para determinar si dos poblaciones de especies diferentes que interactúan ecológicamente están coevolucionando, es necesario identificar primero cuáles son los caracteres, en ambas especies, que están involucrados en la interacción. Es decir, cuáles caracteres de la especie A son responsables del efecto que esta tiene sobre el éxito reproductivo de la especie B, y viceversa. Un primer paso consiste en manipular la presencia de ambas especies para evaluar cómo la selección actúa en los caracteres involucrados en la interacción, y si hay razones para concluir que la selección es recíproca. Cuando el patrón de selección sobre un carácter z de la especie A se modifica al manipular la presencia de la especie B, se dice que la presión de selección impuesta por la especie B está condicionando la evolución del carácter z de la especie A. Si los caracteres de la especie B también se modifican cuando se manipula a la especie A, entonces se tendría evidencia de selección recíproca. Este tipo de evidencia ha sido utilizada para demostrar cuál es el agente de selección más importante sobre una característica potencialmente adaptativa (Mauricio y Rausher, 1997). Esto no implica que el atributo se originó como resultado de la presión de selección que actualmente condiciona su trayectoria evolutiva. Por lo tanto, sólo con la información sobre la historia evolutiva de los caracteres involucrados y la experimentación es posible afirmar que un atributo es una adaptación originada como consecuencia de la interacción ecológica.

CUADRO 3. Evolución difusa

El método propuesto por Iwao y Rausher (1997), y extendido por Stinchcombe y Rausher (2001), propone la manipulación de las diferentes especies que interactúan con una especie focal y que pueden ser agentes de selección que condicionan la evolución de los caracteres involucrados en la interacción promoviendo selección difusa. Cuando la fluctuación en los patrones de selección afectan el cambio evolutivo de las poblaciones, se considera que la selección difusa es responsable de evolución difusa. El método consiste en exponer a la especie focal (A) a diferentes combinaciones de las especies con las que interactúa (por ejemplo B y C) y estimar cómo la selección natural opera sobre los rasgos involucrados en la interacción. Si el patrón de selección que impone B sobre A difiere en presencia de C, se espera que la variación espacial y temporal en la ocurrencia de B y C condicione la evolución del rasgo blanco de la selección. Esta misma aproximación puede extenderse al análisis de varios caracteres involucrados en la interacción (ver Cuadro 5). También es posible estimar, con la misma aproximación experimental, si la expresión de la variación genética heredable depende también de la presencia de combinaciones particulares de especies con las que interactúa A. Si la heredabilidad de un carácter z es alterada por la presencia de ciertas especies que interactúan con la especie focal A, la respuesta a la selección también se vería afectada. En la figura se ilustran dos escenarios contrastantes donde el patrón de selección sobre un carácter z es blanco de la selección impuesta por dos especies que interactúan con la especie focal. Considerando que la heredabilidad del carácter z no depende del ambiente biótico, la respuesta a la selección dependerá de la presencia

de solo B, solo de C, o ambas. En este ejemplo hipotético, la presencia de B y C (indicado con línea de color negro) mantiene el valor de z en valores intermedios, mientras que la presencia de B o C promueven la evolución de z en diferentes direcciones. Por lo tanto, predecir la evolución de z en un ambiente fluctuante en la presencia de B y C se vuelve difuso. La selección y evolución difusa es un fenómeno que puede promover el mantenimiento de la variación genética y el potencial evolutivo de las poblaciones. Aunque esta propuesta metodológica estimuló el estudio de la ocurrencia de selección (evolución) difusa, distinguir entre coevolución difusa y pareada sigue siendo un reto experimental. Esto implica demostrar que la ausencia de coadaptación entre un par de poblaciones (especies) que ejercen presiones recíprocas de selección se explica por patrones difusos de evolución como resultado de fluctuaciones en el contexto comunitario donde la interacción ocurre.



Cuadro 3-figura 1. Rrepresentación esquemática de la respuesta a la selección sobre un atributo z de la especie focal A frente a la presiones de selección, impuestas por diferentes combinaciones de las especies B y C. En presencia solo de la especie B, la selección sobre z promueve un incremento en el valor promedio de z , mientras que la presencia solo de la especie C promueve una disminución en el valor de z . Cuando ambas especies interactúan con la especie focal las presiones de selección se anulan promoviendo el mantenimiento de la variación en z . El resultado hipotético de la respuesta a la selección depende del valor de heredabilidad (h^2) (ver capítulo Domínguez).

Aún cuando se detecte cuáles son los caracteres involucrados en la interacción, es necesario además demostrar que en ambas especies se cumplen las condiciones para que respondan evolutivamente a la presión de selección impuesta por la otra especie. Por lo tanto, es también condición necesaria que los caracteres involucrados en la interacción tengan un componente genético heredable y responder así a la presión de selección derivada de la interacción. La evidencia disponible ha demostrado ampliamente que hay suficiente variación genética en los caracteres de las especies involucrados en las interacciones. En presencia de selección recíproca y variación genética en los caracteres involucrados en la interacción, es necesario entonces demostrar que ambas especies han respondido a lo largo del tiempo a las presiones recíprocas de selección. Solo así es posible estar seguros de que ha ocurrido un proceso coevolutivo entre las especies interactuantes. Si las condiciones se mantienen relativamente constantes, tanto en el tiempo como en el espacio, se puede esperar que los caracteres (genes) de ambos interactuantes involucrados en la interacción estén correlacionados. Esta predicción considera, además, que la selección natural ha sido la fuerza más importante en la evolución de los caracteres involucrados en la interacción. En otras palabras, la coevolución entre poblaciones que interactúan puede entenderse como un proceso de adaptación local donde el ambiente son las especies.

Dado que las poblaciones están sujetas a otros procesos evolutivos, además de la selección natural, la variación geográfica en el proceso de adaptación local debe considerar que otros factores pueden condicionar la dinámica espacial de las interacciones. Por ejemplo, el flujo de genes entre poblaciones puede atenuar el proceso de adaptación local, impidiendo que dos poblaciones que interactúan diverjan en los caracteres de la interacción con respecto a otros pares de poblaciones. Por lo tanto, es importante complementar los estudios de adaptación local recíproca entre pares o grupos de especies con aquellos que describen la estructura genética y el flujo de genes entre las especies involucradas para determinar el valor relativo de la migración (y otros procesos evolutivos) en los patrones de divergencia genética adaptativa entre poblaciones. Otra forma de aproximación al mismo problema es seguir a una misma población en el tiempo y evaluar los cambios temporales en los caracteres de interés y el desempeño de los individuos bajo condiciones actuales (Krank *et al.*, 2008). Este tipo de aproximación es más viable cuando los individuos pueden ser mantenidos en condiciones de laboratorio y cuando presentan tiempos generacionales cortos. Sin embargo, con organismos más longevos es mucho más difícil llevar a cabo este tipo de estudios, dado que en la mayoría de los casos no es posible seguir en el tiempo a los individuos o contar con poblaciones de generaciones pasadas que estén en latencia para contrastarlas con las del presente. Realizar experimentos con individuos de diferentes generaciones tiene un gran valor para el análisis del proceso coevolutivo (Berenbaum y Zangerl, 1998; Buckling y Rainey, 2002).

Aspectos macroevolutivos: coespeciación

En un contexto histórico, la hipótesis de coevolución ha sido examinada mediante el análisis de las relaciones filogenéticas entre dos linajes que interactúan. Cuando dos filogenias muestran patrones similares de divergencia, que además coinciden en la edad de las ramas, se considera que ambos linajes han tenido una historia conjunta de coespeciación. Esta evidencia, aunada a los registros paleontológicos y/o biogeográficos que apoyen la relación histórica de los linajes, permite complementar los estudios comparativos de las filogenias para apoyar la hipótesis de que ambos linajes han coespeciado como resultado de un proceso coevolutivo a nivel local (coadaptación). Sin embargo, dos linajes podrían expresar un fuerte patrón de coespeciación sin que este haya sido resultado de un proceso coevolutivo. Por lo tanto, para afirmar que la coevolución es responsable de un patrón de coespeciación es necesario demostrar que dicho patrón pudo haber surgido como resultado de un proceso de coadaptación por selección recíproca.

De acuerdo con los tres tipos de coevolución mencionados anteriormente (ver cuadro 2), sería más probable encontrar un patrón de coespeciación por diversificación paralela cuando la coevolución ha sido de tipo pareada o del tipo escape y radiación. Bajo esta última forma de coevolución se espera, además, que

las tasas de especiación sean más altas en los clados hermanos que interactúan con otros linajes con respecto a los que no interactúan. En el caso particular de la interacción planta-herbívoro, también se espera que los clados más recientes presenten mayor diversificación que los ancestrales y que, debido al escalamiento en las defensas, las especies más recientes presenten niveles superiores de defensa con respecto a las más ancestrales. Las evidencias de escalamiento en las defensas son escasas, aunque para el caso de las furanocumarinas se ha detectado el patrón esperado. Además, la diversidad de gimnospermas y sus consumidores es menor que la diversidad de angiospermas y sus consumidores. Incluso entre las angiospermas, aquellas que presentan látex o canales resiníferos como estructuras defensivas presentan mayor diversidad de especies que sus respectivos grupos hermanos que carecen de dichos atributos defensivos (Winkler y Mitter, 2008). Este patrón también ha sido observado para otras interacciones (planta-polinizador y planta-dispersor) donde ciertos atributos involucrados en las interacciones, como la presencia de mayor simetría floral y frutos carnosos, se asociaron con mayores niveles de especiación (Sargent, 2004; Bolmgren y Eriksson, 2005). En conjunto, estos patrones apoyan la predicción de la hipótesis de escape y radiación, sugiriendo que dichos atributos promovieron la radiación de los linajes involucrados.

Cuando la coevolución ha sido de tipo difuso, se espera que la concordancia entre las filogenias sea menor en las ramas más recientes, manteniendo cierto grado de paralelismo en los nodos basales (ver cuadro 2). La falta de paralelismo entre las filogenias se puede deber a varios factores, como son cambios de huésped, extinción de especies o diversificación de una especie dentro del mismo huésped. El análisis de los patrones macroevolutivos ha revelado que la ocurrencia de coespeciación pareada parece haber sido más común en interacciones simbióticas, donde el simbiote se transmite de generación en generación dentro de su huésped, y tiene pocas oportunidades de transferencia horizontal (Futuyma, 2009). Por otro lado, los estudios sobre coevolución en las interacciones antagonistas (depredador-presa, herbívoro-planta, parásito-hospedero) sugieren que la forma de coevolución más frecuente ha sido la de tipo difuso. En las interacciones mutualistas no simbióticas, como aquella entre las plantas y sus polinizadores, la evidencia también apoya la forma difusa de coevolución (Su *et al.*, 2008). Más allá de los posibles sesgos en el estudio de la coevolución, la frecuencia con la que se observan patrones coevolutivos en diferentes tipos de interacción podría tener un significado biológico. Sin embargo, la poca evidencia empírica con la que se cuenta hasta el momento no permite realizar análisis comparativos.

Coevolución en interacciones antagonistas

Las interacciones antagonistas incluyen todas aquellas formas de interacción en donde ambas especies ejercen efectos negativos una sobre la otra. Este tipo de

dinámica es común entre parásitos y huéspedes, plantas y herbívoros, y depredadores y presas. Actualmente, no cabe duda de que en estas interacciones tróficas ambas partes ejercen una presión de selección sobre la otra. Es decir, las presas evolucionan para desarrollar mecanismos más eficientes de escape y/o camuflaje contra sus depredadores, y estos evolucionan para tener mayor capacidad de percibir señales del ambiente y de su presa para agudizar su éxito en la búsqueda de las mismas. Sin embargo, aunque la presa tiene que escapar del depredador, este puede optar por presas alternativas, de tal manera que la presión no siempre es recíproca o de la misma intensidad. Es por esto, probablemente, que se ha registrado una menor cantidad de ejemplos de coevolución entre depredadores y presas que en las formas antagonistas de interacción. Los parásitos, patógenos y herbívoros (insectos) son organismos que guardan una estrecha relación con su huésped, por lo que estos están involucrados en interacciones antagonistas en donde ambos interactuantes ejercen fuertes presiones recíprocas de selección. A partir de estos sistemas la teoría coevolutiva se fue desarrollando a mediados del siglo XIX. En los siguientes párrafos se utilizará principalmente la interacción planta-herbívoro para ilustrar los avances y limitaciones en el estudio de la coevolución en interacciones antagonistas.

Fraenkel (1959), analizando el metabolismo secundario de varias familias de plantas y cómo estos atributos condicionaban la dieta de los herbívoros, descubrió que la evolución entre las plantas y sus consumidores había derivado de un proceso adaptativo recíproco. Pocos años más tarde, Paul Ehrlich y Peter Raven complementaron la idea de Fraenkel con una aproximación filogenética observando los patrones de alimentación de las mariposas *Euphydryas* en plantas de las familias *Plantaginaceae* y *Scrophulariaceae* (Ehrlich y Raven 1964). Estos autores describen el proceso coevolutivo y, en particular, proponen el mecanismo de escape y radiación como responsable de la diversificación de los metabolitos secundarios, e incluso de la diversificación de las angiospermas y de los insectos herbívoros que las consumen. Debido a lo general de esta hipótesis, esta fue extendida a otro tipo de interacciones. La hipótesis de escape y radiación sigue siendo, en la actualidad, la más influyente en el estudio de la coevolución entre víctimas y enemigos naturales (Futuyma y Agrawal, 2009). De acuerdo con la hipótesis de Ehrlich y Raven (1964), las plantas han evolucionado para producir defensas químicas que afectan negativamente a los herbívoros como una respuesta a la presión de selección ejercida por estos. Dichas defensas liberan a las plantas de sus enemigos y, como resultado de la adquisición de una variante adaptativa más eficaz contra el daño por herbívoros, las especies más defendidas podrían especiar ocupando nuevos nichos libres de enemigos, promoviendo así la radiación de estos linajes de plantas. Por su parte, algunas especies de herbívoros también podrían ser capaces de colonizar a los nuevos hospederos, ahora mejor defendidos, adaptándose a sus defensas, promoviendo así una radiación en aquellos hospederos similares en sus

atributos defensivos.

Los estudios macroevolutivos realizados con la familia Bursaceae y el género de escarabajos Blepharida son ejemplos que apoyan la predicción de que las especies de insectos tenderán a colonizar hospederos similares en sus perfiles defensivos (Becerra, 1997). En estos grupos, las filogenias muestran un alto grado de concordancia relacionado más con los atributos defensivos de las plantas que con sus relaciones taxonómicas, lo que ha servido para explicar la ausencia de concordancia entre las filogenias a nivel taxonómico. En otros grupos se ha observado que linajes de plantas con atributos defensivos, como canales resiníferos y presencia de látex, presentan mayor diversidad de especies que sus grupos hermanos que no presentan dichos atributos (Farrel *et al.*, 1991). En la mayoría de los análisis de filogenias de plantas y herbívoros, parece ser un patrón general que estos últimos radiaron posteriormente a la radiación de sus hospederos apoyando la hipótesis de escape y radiación.

El mecanismo de escape y radiación derivó en la idea de que en las interacciones antagonistas podría ocurrir una carrera armamentista promoviendo un escalamiento en las defensas y contradefensas en las víctimas y en los enemigos naturales (Dawkins y Krebs, 1979). Nuevamente, la interacción entre *Bursera* y sus herbívoros ha servido para confirmar la predicción del escalamiento, ya que las especies más recientes muestran niveles superiores de defensa que las ancestrales (Becerra *et al.*, 2009). La coevolución entre victimarios y víctimas no siempre resulta en un escalamiento indefinido. El escalamiento se puede ver restringido por la presencia de costos fisiológicos o ecológicos, ausencia de variación genética en los caracteres involucrados en la interacción, flujo génico entre poblaciones y la expresión de otros mecanismos defensivos, como la tolerancia a la herbivoría expresada en las plantas. Las especies se ven usualmente restringidas en su capacidad de asignación de recursos a la defensa por la presencia de compromisos (costos fisiológicos) con otras funciones vitales, como el crecimiento y la reproducción, y con la respuesta a otras interacciones (costo ecológico). La ocurrencia de costos en las defensas ha sido ampliamente documentado (Strauss *et al.*, 2002; Boege *et al.*, 2007; Núñez-Farfán *et al.*, 2007), sugiriendo que estos imponen una restricción sin impedir por completo un proceso de escalamiento.

Una alternativa al escalamiento en las defensas es que la expresión de los caracteres involucrados en la interacción fluctúen de manera cíclica en el tiempo, como resultado de presiones de selección dependientes de la frecuencia (ver Capítulo 4). Esta dinámica ha sido reportada en interacciones de tipo huésped-patógeno o huésped-parásito, donde la base genética de los caracteres involucrados en la interacción es relativamente simple. Por ejemplo, el éxito reproductivo de un genotipo de parásito o patógeno depende del número de huéspedes que puede infectar. Si la mortalidad del huésped aumenta como resultado de la virulencia del parásito, evitando que éste pueda dispersarse, la

disponibilidad de huéspedes disminuirá afectando negativamente tanto al huésped como al parásito. Por lo tanto, la selección debería favorecer a aquellos parásitos con niveles de virulencia menores que maximicen la tasa de transmisión. Sin embargo, al aumentar la población de huéspedes susceptibles a la infección, la selección volvería a favorecer niveles superiores de virulencia, provocando que la virulencia fluctúe inversamente con la frecuencia de parásitos muy virulentos (Frank, 1996). La epidemiología evolutiva sigue siendo un área de gran interés para avanzar en el entendimiento de la dinámica evolutiva de las enfermedades y ha contribuido en forma importante al desarrollo teórico de la coevolución en los últimos años.

Recientemente se ha demostrado que solo el 8% de los eventos de especiación en insectos fitófagos incluyen cambios de huéspedes entre diferentes familias (Winkler y Mitter, 2008). Este patrón refleja una fuerte restricción entre los insectos herbívoros para cambiar de huéspedes no emparentados filogenéticamente, reflejando una tendencia hacia la especialización. Por ejemplo, estudios con escarabajos del género *Ophraella* indican que estos no presentan variación genética en la capacidad de consumir especies de plantas no utilizadas usualmente como huéspedes (Futuyma *et al.*, 1995). La falta de variación parece ser una fuerte restricción en el proceso de colonización de nuevos huéspedes y explicaría por qué la mayoría de los cambios ha ocurrido entre huéspedes cercanos filogenéticamente.

Se ha observado que los herbívoros imponen fuertes presiones de selección en sus plantas huésped, y las defensas de estas afectan negativamente a sus consumidores (Rausher, 2001). La ocurrencia de presiones de selección recíprocas predice que las plantas estarán mejor defendidas de los herbívoros con los que conviven que de aquellos provenientes de otras poblaciones. Por su parte, los herbívoros también deberían estar más adaptados al consumo de sus plantas nativas que al de otras poblaciones. En un momento particular de la historia evolutiva de la interacción se espera que solo una de las especies se encuentre adaptada localmente: aquella que tenga la ventaja en la carrera armamentista. El caso particular del coleóptero *Lema daturaphila* y su planta huésped *Datura stramonium* ilustra esta variación en los niveles de adaptación local recíproca.

Aquellas poblaciones de plantas que están adaptadas a sus herbívoros nativos presentan menor daño (*i.e.* son más resistentes) y sus herbívoros tienen un menor desempeño (éxito reproductivo) (ver cuadro 4). En contraste, en aquellas poblaciones donde el herbívoro se encuentra adaptado localmente a su planta huésped, los niveles de daño que experimentan las plantas fueron superiores, revelando una menor eficiencia en sus mecanismos de resistencia (Garrido *et al.*, 2012). Complementar el estudio de los patrones de adaptación local con el análisis de la genética de poblaciones comparada de especies que interactúan ecológicamente permite examinar a qué escala el flujo génico podría imponer una

restricción al proceso de adaptación local entre especies (Garrido *et al.*, 2012). Cuando los pares de poblaciones que interactúan se encuentran genéticamente aislados (presentan altos niveles de diferenciación poblacional) de otros pares, el proceso coevolutivo estaría menos sesgado por efectos del flujo de genes. Este patrón se vería reflejado en una correlación positiva entre las distancias genéticas de poblaciones de especies que interactúan, sugiriendo patrones pareados de aislamiento. Actualmente hay pocos estudios que hayan seguido esta aproximación para entender el papel de las restricciones al proceso de adaptación local entre especies debido a la estructura genética de las mismas.

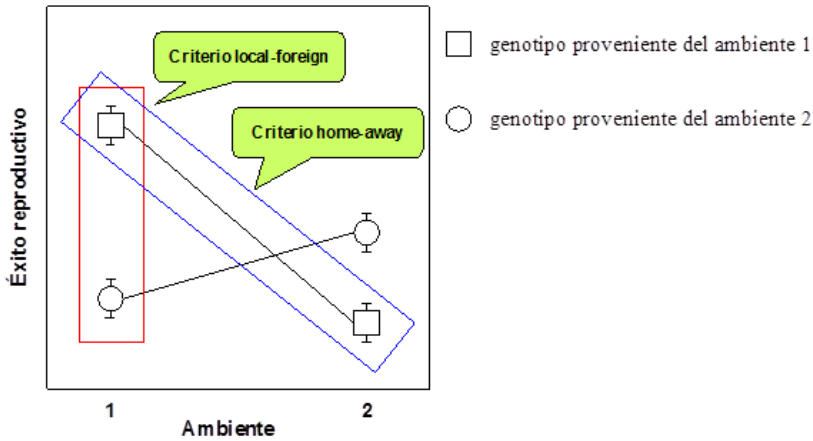
CUADRO 4. Adaptación local: considerando simultáneamente a las plantas y a sus herbívoros

El componente biótico del ambiente con el que interactúan los individuos a lo largo de su vida fluctúa a través del tiempo y del espacio (Thompson, 2005). En el caso particular de la interacción planta-herbívoro, las plantas constituyen el ambiente biótico, que evoluciona constantemente, al cual los herbívoros deben adaptarse (Gandon y Michalakis, 2002). Por su parte, los herbívoros responden evolutivamente a la variación que presentan sus plantas huésped. De acuerdo a la Teoría del Mosaico Geográfico Coevolutivo (Thompson, 2005), se espera encontrar variación geográfica (*i.e.* diferencias entre las poblaciones) en los niveles de adaptación local de las plantas y de los herbívoros. Dada la naturaleza cíclica del proceso evolutivo entre plantas y herbívoros, en algunas poblaciones los herbívoros estarán adaptados para consumir a sus plantas nativas, mientras que en otras poblaciones las plantas estarán adaptadas para defenderse de sus herbívoros. Debido a las diferencias en las tasas de migración y en los tiempos generacionales entre las plantas y los herbívoros, el caso hipotético en el cual ambos interactuantes se encuentren adaptados no es posible (Gandon *et al.*, 1996). A pesar de que el fenómeno de adaptación local ha sido estudiado ampliamente considerando el ambiente físico, tanto en plantas como en animales (Greischar y Koskella, 2007), son pocos los trabajos que han evaluado el efecto de las interacciones bióticas sobre los patrones de adaptación local de ambos interactuantes.

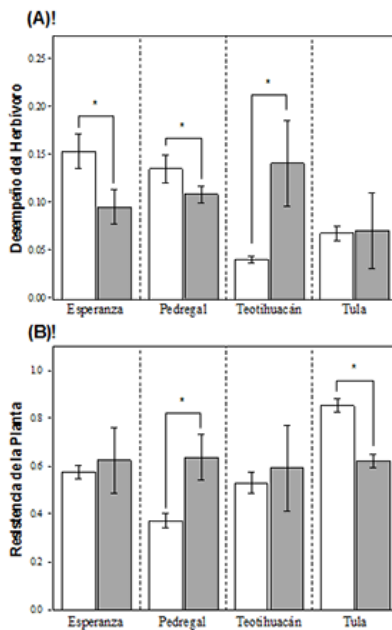
En los últimos años se han propuesto dos criterios para evaluar la adaptación local: home-away y local-foreign (Kawecki y Ebert, 2004). El primer criterio compara el éxito reproductivo de una población cuando es expuesta a su ambiente nativo y a otros ambientes no nativos. Por ejemplo, se compara el desempeño de los herbívoros provenientes de la población 1 cuando consumen plantas de su población de origen respecto a cuando consumen plantas de otras poblaciones (figura 4.1). Por el contrario, el criterio local-foreign compara el éxito reproductivo de una población de herbívoros al consumir a su hospedero nativo respecto al éxito de otras poblaciones del herbívoro expuestas también a consumir al mismo hospedero. Es decir, compara el desempeño de los herbívoros provenientes de dos poblaciones cuando consumen plantas de una misma población. Este último contraste ha sido utilizado para demostrar que una población se encuentra adaptada localmente cuando su desempeño en su ambiente nativo es superior a las poblaciones foráneas.

En el año 2008, Etzel Garrido, Guadalupe Andraca y Juan Fornoni evaluaron los niveles de adaptación local del herbívoro especialista *L. daturaphila* a su planta huésped, *Datura stramonium*. La pregunta inversa, si la planta estaba adaptada a su herbívoro también fue evaluada. Para este experimento de jardín común se seleccionaron cuatro poblaciones: Teotihuacán en el Estado de México; Pedregal, en el Distrito Federal; Tula, en Hidalgo y Esperanza, en Puebla. Con plantas y herbívoros provenientes de estas poblaciones se realizó un experimento de trasplantes recíprocos, es decir, plantas de las cuatro poblaciones fueron consumidas por herbívoros de las cuatro poblaciones. Durante el experimento se estimó el desempeño del herbívoro así como la producción de semillas y el nivel de resistencia que expresaron las plantas. Los resultados indicaron la presencia de variación geográfica en los niveles de adaptación local del herbívoro y la planta. En general, cuando los herbívoros están localmente adaptados, sus plantas huésped no lo están o incluso están mal adaptadas (ver figura 4.2). De igual manera, cuando las plantas están adaptadas a sus

herbívoros, estos presentan bajos niveles de desempeño (ver figura 4.2) (Garrido *et al.*, 2012).



Cuadro 4-figura 1. Representación esquemática de los dos criterios propuestos para evaluar adaptación local. El criterio local-foreign compara el éxito reproductivo de dos genotipos en un mismo ambiente. Por el contrario, el criterio home-away compara el éxito reproductivo de un mismo genotipo en dos o más ambientes. En esta figura se observa que el genotipo proveniente del ambiente uno está localmente adaptado siguiendo los dos criterios.



Cuadro 4-figura 2. Patrones de variación en los niveles de adaptación local del coleóptero *Lema daturaphila* (A) y de su planta huésped *Datura stramonium* (B). Las barras blancas y grises corresponden a los tratamientos de simpatria y alopatría respectivamente. Los asteriscos representan diferencias significativas. En general, cuando los herbívoros están adaptados localmente las plantas no lo están, y viceversa.

A partir de la década de los años 90 se reconoció que las plantas no solo expresan caracteres de resistencia que evitan el daño que producen sus

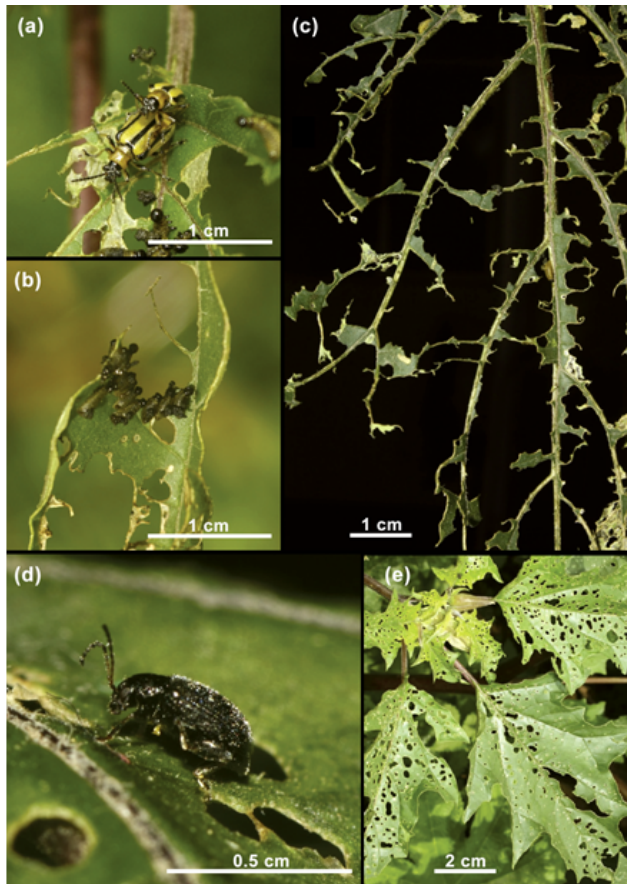
consumidores (e.g. metabolitos, tricomas, espinas, etc.) sino que además tienen la capacidad de activar respuestas inducidas que les permiten reducir el efecto negativo del daño una vez que este ha ocurrido. Por ejemplo, después de experimentar cierta cantidad de daño, las plantas pueden incrementar su tasa de crecimiento, activar meristemas secundarios o incrementar la tasa fotosintética del área foliar remanente, entre otras respuestas para compensar la pérdida de tejido reduciendo el efecto negativo sobre su éxito reproductivo. Esta respuesta inducida se conoce como tolerancia a la herbivoría. En los últimos años se ha reconocido que las plantas expresan estrategias mixtas de defensa, de resistencia y de tolerancia, simultáneamente (Fornoni *et al.*, 2004a). La tolerancia, a diferencia de la resistencia, no afecta negativamente a los consumidores, por lo que se ha sugerido que su expresión atenuaría una respuesta coevolutiva por parte de los enemigos naturales (Espinosa y Fornoni, 2006). Es posible entonces que, si en algunas poblaciones la tolerancia es favorecida sobre la resistencia, la intensidad del proceso coevolutivo se vea restringida (Fornoni *et al.*, 2004b). En la actualidad no se conocen estudios que hayan examinado la variación a nivel geográfico en los niveles de tolerancia y resistencia, y su relación con la intensidad de la respuesta coevolutiva de los herbívoros.

La respuesta a la selección recíproca entre especies se puede ver condicionada por la presencia de otras especies que también participan en la interacción. Cuando el patrón de selección sobre un rasgo involucrado en la interacción es alterado por la presencia/ausencia de otras especies que también participan en la interacción, la respuesta coevolutiva es menos predecible. Este tipo de presiones difusas de selección parecen ser la regla entre los sistemas planta-herbívoro. Se ha propuesto que la selección difusa podría explicar el mantenimiento de la variación en los caracteres defensivos de las plantas y la presencia de estrategias de defensa mixtas cuando diferentes consumidores seleccionan diferentes mecanismos defensivos (ver cuadro 5) (Carmona y Fornoni, 2013).

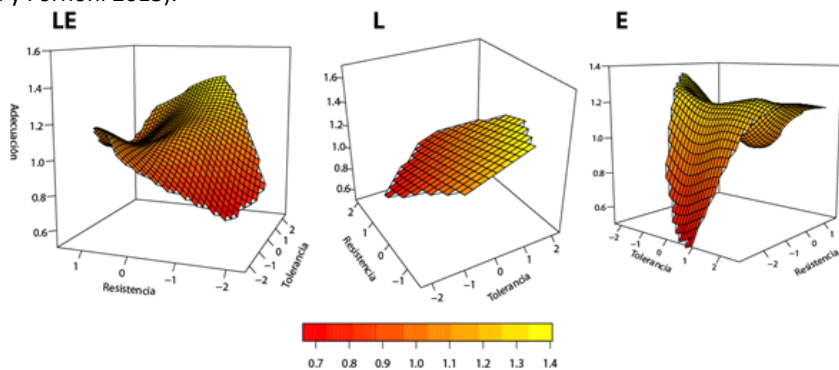
CUADRO 5. Selección difusa en interacciones planta-herbívoro

Carmona y Fornoni (2013) encontraron que al manipular la presencia/ausencia de dos de los consumidores principales de la planta *Datura stramonium*, un folívoro generalista de la familia Solanaceae (*Epitrix parvula*) y uno especialista del género *Datura* (*Lema daturaphila*) (figura 5.1), los patrones de selección actuando simultáneamente sobre dos atributos defensivos (resistencia y tolerancia) cambiaban, demostrando selección difusa. En particular se detectó que, cuando ambos herbívoros están presentes, surgen dos picos de adecuación: uno corresponde a niveles altos de tolerancia e intermedios de resistencia y el otro a niveles altos de resistencia y bajos de tolerancia (figura 5.1.LE). Este patrón selectivo cambió cuando se removió a *E. parvula* (figura 2.L). En este escenario, donde únicamente *L. daturaphila* generó el daño foliar, la selección natural favoreció altos niveles de tolerancia. Finalmente, cuando se removió a *L. daturaphila* dejando que *D. stramonium* enfrentara únicamente el daño de *E. parvula* (figura 2.E), la selección natural favoreció la presencia de niveles intermedios de resistencia que corren paralelamente al eje de la tolerancia, lo cual permite predecir que, a pesar de que únicamente la resistencia es seleccionada, la expresión de niveles intermedios de tolerancia, puede ser mantenida. Estos cambios en las superficies

adaptativas muestran que la forma en la que se defienden las plantas puede ser por la vía de la resistencia y/o la tolerancia y que el valor adaptativo de estas estrategias defensivas depende directamente del escenario ecológico al que se enfrentan. A su vez, el herbívoro más especializado (*L. daturaphila*) seleccionó plantas más tolerantes, y el menos especializado (*E. parvula*) favoreció la evolución de la resistencia. Este patrón apoya la hipótesis de que la resistencia es probablemente menos efectiva contra herbívoros especialistas y que la tolerancia es favorecida cuando los mecanismos que evitan el daño (resistencia) ya no son efectivos. Por lo tanto, la tolerancia estaría involucrada en los patrones coevolutivos.



Cuadro 5-figura 1. Herbívoros folívoros de la planta *Datura stramonium*. a. Adultos de *Lema daturaphila*. b. Larvas de *L. daturaphila*. c. Hoja de *D. stramonium* con daño por *L. daturaphila*. d. Adulto de *Epitrix parvula*. e. Hoja de *D. stramonium* con daño por *E. parvula* (Foto tomada de Carmona y Fornoni 2013).



Cuadro 5-figura 2. Superficies adaptativas para la resistencia y tolerancia de la planta *Datura*

stramonium ante el consumo de diferentes combinaciones de dos de sus herbívoros folívoros (*Epitrix parvula* y *Lema daturaphila*). Las superficies representan la relación entre el éxito reproductivo (adecuación) y los valores estandarizados de resistencia y tolerancia. LE: tratamiento con ambos herbívoros presentes. L: tratamiento con la presencia de *L. daturaphila*. E: tratamiento con la presencia de *E. parvula*. La escala de colores indica los valores de adecuación dentro de las superficies. El color amarillo corresponde a aquellas combinaciones de resistencia y tolerancia con mayor adecuación (Carmona y Fornoni 2013).

Coevolución en interacciones mutualistas

Las interacciones que se conocen como mutualistas presentan dos formas: unas donde el mutualismo es obligado (simbiosis), y otra donde una de las especies interactuantes no depende estrictamente de la presencia de la otra especie en particular. La idea detrás de una interacción mutualista es que ambas especies se benefician de la interacción, es decir, el éxito reproductivo de las especies que participan en la interacción es mayor en presencia de la especie con la que interactúan que en su ausencia. Esto no significa que el origen de esta interacción haya sido el beneficio mutuo; por el contrario, no hay duda de que los mutualismos son una forma de explotación recíproca y usualmente están expuestos a entrar en conflicto. Incluso en las simbiosis más extremas como entre las mitocondrias y el núcleo a nivel intra-celular, se ha observado la ocurrencia de conflictos derivados de la forma de herencia uniparental de los genes mitocondriales y la forma biparental de los genes nucleares (ver Cuadro 1). Todos sabemos que no elegimos a las especies de parásitos que tenemos en nuestra flora intestinal, sino que estas se establecieron en nuestro organismo, y durante miles de años el ser humano ha coexistido con ellas pagando el costo o recibiendo el beneficio de su presencia. Paralelamente, el ser humano ha desarrollado la capacidad de utilizar la presencia de las bacterias intestinales para realizar tareas que ayudan durante la digestión. Actualmente la vida humana sería muy difícil sin la presencia de una flora intestinal que ayude durante la digestión y absorción de los alimentos. De tal manera, se podría decir que el mejor acuerdo ante un conflicto inevitable es aquel que minimice el costo de la interacción.

El estudio de los mutualismos ha puesto especial atención en las condiciones que favorecen o no su permanencia (*i.e.* su estabilidad evolutiva). En una interacción de explotación recíproca, cualquier miembro de la interacción que no pague el costo de la interacción mientras obtiene el beneficio (*i.e.* fenotipos “tramposos”) sería favorecido por la selección natural al tener una ventaja sobre los individuos honestos de su población. Este fenotipo “tramposo” aumentará su frecuencia en la población poniendo en riesgo la estabilidad del mutualismo (Bronstein *et al.*, 2006). Por ejemplo, si un polinizador es engañado por la flor que visita al no producir néctar, este podría cambiar de huésped afectando negativamente el éxito reproductivo de la planta “tramposa”. Este hecho ilustra que la presencia de fenotipos “tramposos” en las interacciones mutualistas debería

mantenerse en bajas frecuencias; de no ser así podrían desestabilizar la interacción (ver Capítulo Dominguez). En la medida en que el mutualismo sea estable en el tiempo es posible que ocurra un proceso coevolutivo.

En las interacciones mutualistas, la coevolución ha sido detectada con mayor facilidad en aquellos casos de endosimbiosis, como el de las bacterias del género *Buchnera* que viven dentro de su áfido huésped. Los áfidos consumen esencialmente carbohidratos de la savia de sus plantas huésped, por lo que tienen deficiencia en aminoácidos. Las bacterias que viven dentro de ellos les proveen los aminoácidos que no pueden producir, a cambio de energía, carbono y nitrógeno que consumen de los áfidos. Ambas especies dependen una de otra ya que no pueden sobrevivir por sí solas. Los análisis filogenéticos apoyan la hipótesis de diversificación paralela indicando, además, que ambos grupos han radiado conjuntamente.

En el caso de los mutualismos que involucran linajes de vida libre, la posibilidad de coevolución pareada es menos frecuente porque está la posibilidad de cambiar de huésped con mayor facilidad. El estudio de las causas que originaron la gran diversidad de Angiospermas hace aproximadamente 130 millones de años, durante el Cretácico temprano, es otro sistema donde se ha explorado la hipótesis de coevolución. Estudios comparativos sugieren fuertemente que la polinización por animales fue uno de los factores que incrementó la diversidad de las plantas que hoy se conocen (Kay *et al.*, 2006). A pesar de que en varios sistemas se ha detectado la presencia de mecanismos muy complejos de polinización y ajustes morfológicos muy precisos entre las flores y sus polinizadores, no hay evidencia de diversificación paralela. Los estudios que han seguido una aproximación microevolutiva indican que los polinizadores pueden ejercer una fuerte presión de selección sobre los atributos reproductivos de las plantas promoviendo el aislamiento reproductivo y la especiación (Johnson, 2006); en sentido inverso, hay menos evidencia sobre el papel que han jugado las plantas durante la especiación de sus polinizadores. Sin embargo, el registro histórico ofrece fuertes evidencias de que tanto los insectos como las plantas con flores radiaron casi simultáneamente (Labandeira, 2002). En algunos grupos, como los Agaves y sus murciélagos polinizadores, se ha observado que el origen del grupo de los Agave *sensu lato* – datado hace aproximadamente 11.8 millones de años utilizando un reloj molecular– coincide con la aparición de dos géneros de murciélagos nectarívoros (*Glossophaga*, 11.8 ma y *Leptonycteris*, 12.4 ma). A su vez, la radiación del mismo grupo de agaves fue similar a la de otras radiaciones, tanto en el continente como en islas (Flores-Abreu, 2007). Dentro de los grupos, sin embargo, las filogenias no muestran un patrón de divergencia paralela fuerte, sugiriendo un patrón difuso. Estos resultados indican que, posiblemente, la radiación del grupo de los Agave *sensu lato* haya estado asociada con un proceso de coevolución difusa con sus polinizadores (Flores-Abreu, 2007). El análisis molecular de las relaciones

filogenéticas de las especies mexicanas de higos del género *Ficus* y de las avispas Agaonidae, revelaron que la divergencia de ambos grupos no ocurrió de manera paralela, aunque los ancestros muestran cierto grado de asociación en los patrones de especiación (Su *et al.*, 2008). Este estudio confirma que la coevolución en estos grupos ha sido probablemente difusa más que pareada.

Coevolución en interacciones competitivas

En condiciones naturales, todos los individuos compiten entre sí para tener acceso a diferentes recursos, como alimento, parejas potenciales, sitios de anidación, polinizadores, etc. La competencia por recursos puede ocurrir entre individuos de una misma especie (competencia intraespecífica) o entre individuos de especies diferentes que utilizan los mismos recursos (competencia interespecífica). En particular, la competencia entre especies se considera una de las principales causas que promueven la diferenciación y especiación. Por ejemplo, asumiendo que hay variación entre los individuos para encontrar y explotar los recursos, aquellos individuos capaces de utilizar otro tipo de recursos experimentarán menor competencia, lo cual les permitirá incrementar su éxito reproductivo. Si las diferencias en la utilización del recurso se heredan a las siguientes generaciones, la competencia entre los individuos disminuirá debido a que los promedios de la utilización del recurso empezarán a divergir, fenómeno que se conoce como desplazamiento de caracteres (Schluter, 2000b). William Brown y Edward Wilson (1956) acuñaron este término para hacer referencia a las diferencias fenotípicas o fisiológicas en especies simpátricas que surgen como respuesta evolutiva a la competencia interespecífica por recursos. Quizá, uno de los ejemplos más famosos que ilustra el efecto de la competencia sobre la divergencia de caracteres morfológicos es el de los pinzones de las islas Galápagos. David Lack (1947) mostró que el tamaño del pico de los pinzones *Geospiza fuliginosa* y *G. fortis* es similar cuando ambas especies se localizan en islas diferentes; sin embargo, cuando ambas especies coexisten en simpatría, *G. fuliginosa* presenta un pico de menor tamaño en comparación con *G. fortis*. Estas diferencias morfológicas entre especies simpátricas se relacionan con el consumo de diferentes tamaños y formas de semillas para reducir la competencia, lo cual se cree que ha jugado un papel importante en la especiación de los pinzones. Actualmente, un gran número de trabajos teóricos y experimentales muestran que varias especies de animales y de plantas que se encuentran en simpatría difieren no solo en el uso de los recursos sino también en características morfológicas (Abrams, 1986; Taper y Case, 1992; Robinson y Wilson, 1994; Schluter, 2000b). Es muy probable que las diferencias fenotípicas entre especies simpátricas hayan evolucionado para disminuir la competencia por los recursos, permitiendo su coexistencia.

Wallace Arthur (1982) propone seis criterios para corroborar que las diferencias fenotípicas entre las especies simpátricas son resultado del desplazamiento de

caracteres: primero, el azar debe ser eliminado como posible explicación de la divergencia morfológica. Para cumplir con este criterio es necesario contar con réplicas independientes de las poblaciones simpátricas y alopátricas y, además, demostrar que los valores promedio de los caracteres involucrados difieren significativamente. Segundo, las diferencias fenotípicas entre las especies deben tener una base genética. Tercero, las diferencias morfológicas entre las especies que coexisten deben ser resultado de cambios evolutivos. Cuarto, las diferencias morfológicas entre las especies simpátricas deben reflejar diferencias en la utilización y manejo de los recursos. Quinto, las diferencias en el ambiente físico entre los sitios simpátricos y alopátricos no deberían ser la causa de las diferencias en la expresión de los fenotipos. Sexto, se debe comprobar que aquellos fenotipos similares compiten por el acceso a los recursos. En la actualidad, estos criterios representan una base metodológica para evaluar si las diferencias morfológicas entre especies simpátricas es o no resultado de la competencia interespecífica.

Dean Adams y James Rohlf (2000) pusieron a prueba la hipótesis del desplazamiento de caracteres en dos especies de salamandra: *Plethodon cinereus* y *P. hoffmani*. Las principales diferencias morfológicas entre las especies que habitan en simpatría son la forma, el tamaño y el movimiento de la mandíbula. Los individuos de las poblaciones simpátricas de *P. hoffmani* pueden cerrar la mandíbula rápidamente aunque la potencia de su mordida es baja; por el contrario, *P. cinereus* presenta una mandíbula más poderosa pero que cierra lentamente. Las características morfológicas y biomecánicas de ambas especies en poblaciones alopátricas y simpátricas fueron cuantificadas utilizando morfometría geométrica. De igual manera, el contenido estomacal fue analizado para evaluar diferencias en el uso de los recursos. En general, Adams y Rohlf encontraron que la diferenciación morfológica entre las poblaciones simpátricas y alopátricas está asociada a un cambio en la tasa de consumo de presas de acuerdo a su tamaño. Es decir, cuando *P. hoffmani* se encuentra en simpatría consume principalmente presas de menor tamaño que aquellas consumidas por *P. cinereus*, mientras que cuando ambas especies se encuentran en alopatría, el tamaño de sus presas es similar. Además, cuando las diferencias morfológicas y el tamaño de las presas se comparaban únicamente entre poblaciones alopátricas no se encontraban diferencias significativas. Este resultado indica que la competencia por recursos en las poblaciones simpátricas era una de las causas de la divergencia de las características morfológicas. De esta forma, la divergencia de los caracteres morfológicos en estas especies de salamandra tienen una correlación ecológica en términos funcionales y, por lo tanto, los cambios morfológicos pueden asociarse a cambios funcionales.

Hasta ahora, el fenómeno del desplazamiento de caracteres ha sido evaluado principalmente en animales. Sin embargo, las consecuencias morfológicas de la competencia interespecífica pueden evaluarse también en plantas. Por ejemplo,

Thomas Hansen y colaboradores (2000) realizaron una aproximación filogenética para evaluar el efecto de la competencia de polinizadores sobre el desplazamiento de características florales. Estudiaron la morfología floral de 37 poblaciones de la vaina neotropical *Dalechampia scandens* para evaluar si la variación en las características florales es consecuencia de una adaptación local para evitar la competencia de otras especies de *Dalechampia* que interactúan con el mismo grupo de polinizadores. Estos autores encontraron que la variación en la posición de las anteras y el estigma entre las poblaciones correspondía con el tamaño de su principal polinizador. Es decir, obtuvieron evidencia de que las pequeñas variaciones morfológicas en la estructura de las flores representaban adaptaciones al tamaño particular de la abeja que las poliniza. Sin embargo, también estimaron que las diferencias morfológicas entre las poblaciones simpátricas y alopátricas era aproximadamente del 20%. Así, la competencia interespecífica por la atracción de polinizadores no puede ser considerada como la única causa de la divergencia de caracteres. Por ejemplo, variaciones temporales en la abundancia relativa de los polinizadores entre los sitios podría ser una fuerza de selección de mayor intensidad sobre la morfología floral. Para este caso en particular, es necesario evaluar cómo el flujo génico entre las poblaciones de plantas y de insectos modifica la intensidad de la competencia interespecífica. Aunque la competencia entre especies parece haber sido un motor muy fuerte de la divergencia de caracteres y posterior especiación, hay muy poca evidencia empírica sobre patrones de coespeciación promovidos por el resultado evolutivo de la competencia.

La geografía del proceso coevolutivo

Durante la década de los años 90 se propuso la Teoría del Mosaico Geográfico Coevolutivo (Thompson, 2005). Esta teoría fue desarrollada a partir de una exhaustiva revisión de la evidencia empírica sobre interacciones ecológicas, lo que ha permitido poner de manifiesto patrones muy generales a todas ellas: (1) no todas las especies que interactúan coexisten en todo el rango de distribución de ambas, (2) el contexto comunitario donde ocurre la interacción entre dos especies varía, tanto en el tiempo como en el espacio. De manera particular, la teoría propuesta por John N. Thompson es un intento más reciente por entender los patrones de coevolución como resultado del proceso microevolutivo operando a escala geográfica. A diferencia del mecanismo de escape y radiación propuesto por Erhlich y Raven, la propuesta de Thompson tiene el potencial de ser aplicada a todas las interacciones. La Teoría propone tres procesos tanto fundamentales como responsables de la dinámica coevolutiva entre especies: (1) variación geográfica en presencia de localidades donde la coevolución es más (hot spot) o menos (cold spot) intensa, (2) presencia de un mosaico de selección en los atributos de las especies involucradas en la interacción, y (3) mezcla de información genética entre poblaciones sujetas a diferente estatus en su historia coevolutiva. La presencia de

hot y cold spots se relaciona con la intensidad de la coevolución a nivel local, es decir, con el efecto recíproco en el éxito reproductivo de las especies que interactúan. Cuanto mayor sea la intensidad del efecto recíproco entre las especies, mayor será la intensidad de la respuesta coevolutiva de ambas especies (hot spot). En aquellas poblaciones donde sólo se encuentra una de las especies el proceso se verá impedido, como también en los sitios donde las condiciones ambientales favorezcan atributos involucrados en la interacción que no promuevan una respuesta coevolutiva (Fornoni *et al.*, 2004b). Bajo estas condiciones, la teoría predice la presencia de un cold spot coevolutivo. Es posible también que en una misma población el proceso coevolutivo pase por períodos de baja y de alta intensidad. Por lo tanto, para demostrar la presencia de un hot o cold spot es necesario examinar los patrones de selección recíprocos entre especies que interactúan. A escala geográfica se espera la presencia de un mosaico de selección sobre los atributos involucrados en la interacción, dado por la variación espacial y temporal en las condiciones ambientales que determinan el resultado de una interacción. Por último, la mezcla de información se refiere a la ocurrencia de flujo génico, deriva génica, extinciones y recolonizaciones de poblaciones, y mutación. Todos estos factores pueden generar desacoplamiento entre los caracteres involucrados en la interacción y que pocos atributos se fijen a nivel de especie (Thompson, 2005). A pesar de la gran cantidad de evidencia sobre variación geográfica en caracteres involucrados en las interacciones, hay poca evidencia de que al menos una parte de los patrones geográficos tienen un componente adaptativo (Bekman y Parchman, 2009; Toju y Sota, 2006).

En el valle de Cuatro Ciénegas, ubicado en el estado de Coahuila, se ha estudiado la evolución de las defensas y contradefensas del caracol acuático *Mexipyrghus churinceanus* y de su pez depredador *Herichthy minckleyi*. En 2007, Steven Johnson y colaboradores encontraron que el color, tamaño y dureza de la concha son los principales caracteres defensivos en 19 pozas (*i.e.* poblaciones) de la región. De acuerdo a la hipótesis de la carrera armamentista, la estructura de masticación de los peces debería incrementar en fuerza para consumir caracoles con conchas más duras; de igual manera, la selección natural debería favorecer a aquellos genotipos de caracoles que presentan una concha de mayor dureza. Es decir, con el paso de las generaciones, los promedios de dureza y fuerza incrementarían dentro de las poblaciones, por lo que se esperaría encontrar caracoles con conchas muy duras y peces con estructuras maxilares muy fuertes. Sin embargo, la evolución de las defensas y contradefensas podría no ser únicamente resultado de la dinámica entre peces y caracoles, sino estar influenciada también por la presencia de terceras especies. Por ejemplo, en las pozas de Cuatro Ciénegas se encontró que la dureza y la pigmentación de las conchas son mayores en poblaciones donde se encuentran los lirios acuáticos del género *Nymphaea*. La principal explicación que dan los autores –después de

demostrar que estos patrones no son producidos por cercanía genética ni geográfica— es que, probablemente, un aumento en los recursos alimenticios vinculados con la presencia de los lirios favorece la presencia de conchas más duras. Por ejemplo, en aquellas pozas donde se encuentran los lirios es muy probable que aumente la abundancia de bacterias y hongos que sirven de alimento para los caracoles, por lo que estos tendrán más recursos para producir conchas más duras. Este ejemplo muestra que cambios en el ambiente biótico favorecen diferentes patrones selectivos que generan mosaicos coevolutivos particulares.

Uno de los aportes más importantes de la Teoría del Mosaico Geográfico ha sido la gran acumulación de evidencia sobre la variación geográfica en el resultado de las diferentes interacciones ecológicas que se conocen. A su vez, esta evidencia ha permitido demostrar que, entre especies que interactúan, el resultado de la interacción puede ser tan diferente como pasar de un mutualismo a un antagonismo (Thompson y Cunningham, 2002). Las transiciones entre diferentes resultados posibles de la interacción es una idea poco desarrollada teóricamente; sin embargo, la evidencia empírica apoya fuertemente la idea de que las interacciones ecológicas pueden verse como un continuo de resultados que varían en el tiempo y en el espacio. La naturaleza continua de las interacciones permitirá integrar la visión evolutiva en los procesos ecológicos que moldean la estructura de las comunidades y estimular el desarrollo teórico de la ecología evolutiva de las interacciones bióticas.

Coevolución multiespecífica y redes complejas

La mayoría de los trabajos coevolutivos se han enfocado en el estudio de interacciones pareadas. Sin embargo, en la última década se ha comprendido que las interacciones multiespecíficas moldean la evolución de las especies en formas que no pueden ser predichas únicamente a partir del estudio de las interacciones pareadas (Strauss y Irwin, 2004; Boege y Carmona, 2012). El paso siguiente, por lo tanto, sería extender el estudio de las interacciones para considerar a las comunidades en su totalidad, es decir, considerar que las especies que conforman las comunidades interactúan unas con otras formando redes complejas. Tomada originalmente de la Teoría de Gráficas (Erdős y Rényi, 1959), la aproximación de las redes complejas considera a las comunidades como gráficas en las cuales cada especie se representa por puntos que se conectan entre sí dependiendo de si interactúan o no. Estudiar las interacciones desde este punto de vista permite contestar diversas preguntas (Bascompte *et al.*, 2007). Por ejemplo, ¿cómo diversos procesos ecológicos y evolutivos originan la organización de las comunidades?, ¿cuáles son las consecuencias de la arquitectura de estas redes en la persistencia de las interacciones?, ¿qué tan sensible es una comunidad a ser invadida? ¿cuáles comunidades son las más resistentes a perturbaciones ambientales? o ¿cuáles son las especies más propensas a la extinción?

Las interacciones mutualistas, como planta-polinizador, han sido los sistemas modelo de las redes complejas (Bascompte *et al.*, 2007). Sin embargo, esta aproximación también puede aplicarse para interacciones antagonistas, como son planta-herbívoro (Lewinsohn *et al.*, 2006) o huésped-parásito (Poulin y Valtonen, 2001). Los resultados de estos estudios indican que las redes de varios tipos de interacción presentan dos propiedades en común: son heterogéneas y anidadas. Son heterogéneas en el sentido de que muchas especies están involucradas en pocas interacciones, mientras que pocas especies presentan un gran número de interacciones, es decir, las especies difieren en el grado de interacción que presentan. Por otro lado, la propiedad de anidación resulta porque las especies especialistas interactúan con un subgrupo de especies que interactúan con generalistas. De esta manera, en el núcleo de las redes se encuentran pocas especies generalistas que presentan muchas interacciones entre sí, por lo tanto hay una redundancia funcional de las interacciones. Esta redundancia en las interacciones permite que el sistema en su conjunto (*i.e.* la comunidad) persista en el tiempo a pesar de que algunos de sus miembros se pierdan. Quizá el aspecto más importante de estas propiedades es que la identidad de las especies que se encuentran en el núcleo de las redes varía geográficamente. En otras palabras, las redes complejas permiten vincular el estudio de las interacciones multiespecíficas con el mosaico geográfico coevolutivo.

A pesar de los alcances que tienen los estudios de redes complejas, ciertos factores ecológicos importantes no han sido incorporados a la teoría de redes. Por ejemplo, la abundancia relativa de las especies interactuantes podría tener un fuerte efecto sobre la coevolución de las interacciones (ver Vázquez *et al.*, 2005). Además, el análisis de redes se hace a nivel de comunidades, considerando un solo tipo de interacción. Es decir, las redes son de interacciones mutualistas o antagonistas a nivel de comunidades y no representan todas las posibles interacciones de una comunidad. Finalmente, hasta el momento la mayoría de las redes son discretas ya que consideran solo la presencia o ausencia de interacciones. Aunque compleja, la construcción de redes continuas que consideren no solo la presencia sino la intensidad de las interacciones nos permitiría integrar las diferentes presiones de selección que ejerce cada uno de los interactuantes dentro de la red. Lo anterior podría ayudar a entender cómo evolucionan las interacciones dentro de las comunidades y daría una mejor idea de su estabilidad evolutiva.

Perspectivas

Durante la historia de la vida en el planeta, la coevolución ha jugado un papel central en la generación de diversidad biológica. No es casual que el concepto de coevolución esté fuertemente ligado con el bienestar del hombre. Controlar las enfermedades causadas por parásitos y patógenos, así como las plagas de los cultivos, implica, en gran medida, manipular el proceso coevolutivo. Cuando se

actualizan las vacunas a las nuevas variantes de los agentes de infección se está dando un paso en la carrera armamentista por tener el control en la interacción; sin embargo, los agentes de infección mutan y adquieren nuevas variantes que requieren nuevamente actualizar las vacunas. Al liberar un transgénico nuevo en una región, inmediatamente se genera una presión de selección nueva sobre las plagas. El valor comercial de cultivar transgénicos desaparecerá cuando la plaga se adapte localmente y pueda consumirlo. Por el momento, la utilización de cultivos transgénicos ha tenido un éxito considerable en el control de las plagas. Sin embargo, no hay que olvidar que más de 500 especies de plagas de la agricultura se han adaptado a consumir sus hospederos cultivados, aún cuando estos fueran protegidos por insecticidas comerciales, desde la aplicación del DDT en los años 60. En la medida en que la manipulación del proceso coevolutivo en la agricultura esté basado en promover una carrera armamentista, los riesgos potenciales para el bienestar del hombre seguirán latentes. El proceso de adaptación por parte de las plagas puede llevar alrededor de una decena de años, reflejando el alto potencial de adaptación local que presentan los insectos y la importancia de entender el proceso coevolutivo para manipularlo. A pesar de los avances realizados en las últimas décadas, el control de las interacciones por el hombre es uno de los retos de la biología evolutiva aplicada para los próximos años. Para ello es necesario entender el proceso coevolutivo, las condiciones ambientales y los factores que lo promueven y restringen, así como las respuestas de las poblaciones a las condiciones ambientales.

Agradecimientos

Los autores queremos agradecer a Sergio Ramos Castro por su ayuda en la obtención de fotografías de los insectos y del daño foliar del toloache; a Carlos Bustos Seguro y Johnattan Hernández Pulido, quienes contribuyeron con sugerencias para mejorar las primeras versiones del escrito. Este trabajo fue financiado por el proyecto CONACYT 132404.

⁶¹ Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México

Referencias

- Abrams P.A. 1986. Character displacement and niche shift analyzed using consumer-resource models of competition. *Theoretical Population Biology* 29: 107-160.
- Adams D.C. y Rohlf F.J. 2000. Ecological character displacement in *Plethodon*: biomechanical differences found from a geometric morphometric study. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 4106-4111.
- Arnqvist G. y Rowe L. 2002. Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. *Nature* 415: 787-789.
- Arthur W. 1982. The evolutionary consequences of interspecific competition. *Advances in Ecological Research* 12: 127-187.
- Bascompte J. y Jordano P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 567-593.
- Becerra J.X. 1997. Insects on plants: Macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276: 253-256.
- Becerra J., Noge K. y Venable D. 2009. Macroevolutionary chemical escalation in an ancient plant-herbivore arm race. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 18062-18066.
- Benkman C.W. y Parchman T.L. 2009. Coevolution between crossbills and black pine: the importance of competitors, forest area, and resource stability. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 942-953.
- Berenbaum M.R. y Zangerl A.R. 1998. Chemical phenotype matching between a plant and its insect herbivore *Proceedings of the National Academy of Science USA* 95:13743-13748.
- Boege K., Dirzo R., Siemens D. y Brown P. 2007. Ontogenetic switches from plant resistance to tolerance: minimizing costs with age? *Ecology Letters* 10: 177-187.
- Boege K. y Carmona D. 2012. Interacciones entre múltiples especies. En del Val E., y Boege K. eds, *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Ediciones Científicas Universitarias, pp 175-203.
- Bolmgren K. y Eriksson O. 2005. Fleshy fruits: origins, niche shifts, and diversification. *Oikos* 109: 255-272.
- Bronstein J., Alarcon R., y Geber M. 2006. Evolution of insect/plant mutualisms. *New Phytologist* 172: 412-428.
- Brown W.L.Jr. y Wilson E.O. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology* 5: 49-64.
- Buckling A. y Rainey P. B. 2002. Antagonistic coevolution between a bacterium and a bacteriophage. *Proceedings of the Royal Society (London) B* 269: 931-

936.

- Carmona D. y Fornoni J. 2013. Herbivores can select for mixed defensive strategies in plants. *New Phytologist* 197: 576-585.
- Córdoba-Aguilar, A. 2005. Possible coevolution between male and female genitalia form and function in a calopterygid damselfly. *Journal of Evolutionary Biology*, 18, 132 -137.
- Dawkins, R. y Krebs, J.R. 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society B*, 205, 489-511.
- Domínguez C.A., Avila G., Vázquez-Santana S., y Márquez-Guzmán J. 1997. Morph-biased male sterility in the tropical distylous shrub *Erythroxylum havanense* (Erythroxylaceae). *American Journal of Botany* 84: 626-632.
- Ehrlich P. y Raven P. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Erdős P.R. y Rényi A. 1959. On random graphs. *Publicationes Mathematicae* 6: 290-297.
- Espinosa G.E. y Fornoni J. 2006. Host tolerance does not impose selection on natural enemies. *New Phytologist* 170: 609-614.
- Farrell B.D., Dussourd D.E. y Mitter C. 1991. Escalation of plant defense: do latex and resin canals spur plant diversification? *The American Naturalist* 138: 881-900.
- Flores-Abreu. 2007. Coevolución entre género *Agave* sensu lato y sus murciélagos polinizadores (Phyllostomidae). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Fornoni J., Núñez-Farfán J., Valverde P.L. y Rausher M.D. 2004a. Evolution of mixed strategies of plant defense allocation against natural enemies. *Evolution* 58: 1685-1695.
- Fornoni J., Valverde P.L. y Núñez-Farfán J. 2004b. Population variation in the cost and benefit of tolerance and resistance against herbivory in *Datura stramonium*. *Evolution* 58: 1696-1704.
- Fraenkel G.S. 1959. The raison d'être of secondary plant substances. *Science* 129: 1466-1470.
- Frank S.A. 1996. Models of parasite virulence. *Quarterly Review of Biology* 71: 37-78.
- Franks S.J., Avise J.C., Bradshaw W.E., Conner J.K., Etterson J.R., Mazer S.J., Shaw R.G. y Weis A.E. 2008. The resurrection initiative: storing ancestral genotypes to capture evolution in action. *Bioscience* 58: 870-873.
- Futuyma D.J. y Slatkin, M. 1983. *Coevolution*. Sinauer Associates Inc. Massachusetts, USA.
- Futuyma D.J., Keese M.C. y Funk D.J. 1995. Genetic constraints on macroevolution: the evolution of host affiliation in the leaf beetle genus *Ophraella*. *Evolution* 49: 797-809.

- Futuyma D.J. 2009. *Evolution*. Sinauer Associates Inc. Massachusetts, USA.
- Futuyma D.J. y Agrawal A.A. 2009. Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 18054-18061.
- Gandon S, Capowiez Y, Dubois Y, Michalakis Y, y Olivieri I. 1996. Local adaptation and gene-for-gene coevolution in a metapopulation model. *Proceedings of the Royal Society of London B* 263: 1003-1009.
- Gandon S, y Michalakis Y. 2002. Local adaptation, evolutionary potential and host-parasite coevolution: interactions between migration, mutation, population size and generation time. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 451-462.
- Garrido E, Andraca-Gómez G, Fornoni J. 2012. Local adaptation: simultaneously considering herbivores and their host plant. *New Phytologist* 193: 445-453.
- Greischar MA, y Koskella B. 2007. A synthesis of experimental work on parasite local adaptation. *Ecology Letters* 10: 418-434.
- Hansen T.F., Armbruster W.S. y Antonson L. 2000. Comparative analysis of character displacement and spatial adaptations as illustrated by the evolution of *Dalechampia* blossoms. *The American Naturalist* 156: S17-S34.
- Hurst L.D., Atlan A. y Bengtsson B.O. 1996. Genetic conflicts. *Quart. Rev Biol.* 71: 317-364.
- Iwao K. y Rausher MD. 1997. Evolution of plant resistance to multiple herbivores: quantifying diffuse coevolution. *The American Naturalist* 149: 316-335.
- Janzen D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34: 611-612.
- Johnson S.D. 2006. Pollinator-driven speciation in plants. In L.D. Harder y S.C.H. Barrett (eds), *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, Oxford, UK., pp 295-306.
- Johnson S.G., Hulseley C.D. y de León F.J.G. 2007. Spatial mosaic evolution of snail defensive traits. *BMC Evolutionary Biology* 7: 50 doi:10.1186/1471-2148-7-50.
- Kay K.M., Voelckel C., Yang J.Y., Hufford K.M., Kaska D.D. y Hodges S.A. 2006. Floral characters and species diversification. In L.D. Harder y S.C.H. Barrett (eds), *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, Oxford, UK., pp 311-322.
- Kawecki T.J., y Ebert D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7: 1225-1241.
- Labandeira C. 2002. The history of associations between plants and animals. In C.M. Herrera y O. Pellmyr (eds), *Plant-Animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, New York, USA., pp 26-77.
- Lack D. 1947. *Darwin's finches*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

- Lewinsohn T.M., Prado P.I., Jordano P., Bascompte J. y Olesen J.M. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* 113: 174-184.
- Mauricio R. y Rausher M.D. 1997. Experimental manipulation of putative selective agents provides evidence for the role of natural enemies in the evolution of plant defense. *Evolution* 51: 1435-1444.
- Núñez-Farfán J., Fornoni J. y Valverde P.L. 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 541-566.
- Poulin R. y Valtonen E.T. 2001. Nested assemblages resulting from host size variation: the case of endoparasite communities in fish hosts. *International Journal of Parasitology* 31: 1194-11204.
- Rand D.M., Haney R.A. y Fry A.J. 2004. Cytonuclear coevolution: the genomics of cooperation. *TREE* 19: 645-653.
- Rausher M.D. 2001. Co-evolution and plant resistance to natural enemies. *Nature* 411: 857-64.
- Robinson B.W. y Wilson D.S. 1994. Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *The American Naturalist* 144: 596-627.
- Sánchez V., Hernández-Baños B.E. y Cordero C. 2011. The evolution of a female genital trait widely distributed in the Lepidoptera: Comparative evidence for an effect of sexual coevolution. *PLoS ONE* 6: e22624.
- Sargent R.D. 2004. Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 603-608.
- Schulter D. 2000. Ecological character displacement in adaptive radiation. *The American Naturalist* 156: S4-S16.
- Stinchcombe J.R. y Rausher M.D. 2001. Diffuse selection on resistance to deer herbivory in the ivyleaf morning glory *Ipomoea hederacea*. *The American Naturalist* 158: 376-388.
- Strauss S.Y., Rudgers J.A., Lau J.A. y Irwin R.E. 2002. Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 278-285.
- Strauss S.Y. y Irwin R.E. 2004. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 435-466.
- Su Z.H., Lino H., Nakamura K., Serrato A. y Oyama K. 2008. Breakdown of the one-to-one rule in Mexican fig-wasp associations inferred by molecular phylogenetic analysis. *Symbiosis* 45: 73-81.
- Taper M.L. y Case T.J. 1992. Models of character displacement and the theoretical robustness of taxon cycles. *Evolution* 46: 317-333.
- Thompson J.N. y Cunningham B.M. 2002. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature* 417: 735-738.
- Thompson, J.N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press. Illinois, USA.

- Toju H. y Sota T. 2006. Imbalance of predator and prey armament: geographic clines in phenotypic interface and natural selection. *The American Naturalist* 167: 105-117.
- Vázquez D.P., Morris W.F. y Jordano P. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters* 8: 1088-1094.
- Wade, M.J. 2007. The co-evolutionary genetics of ecological communities. *Nature Reviews* 8: 185-195.
- Winkler I.S. y Mitter C. 2008. The phylogenetic dimension of insect-plant interactions: a summary of recent evidence. In K. Tilmon (ed), *Specialization, Speciation, and Radiation: the evolutionary biology of herbivorous insects*. University of California, Berkeley., pp 240-263.

Índice

Portadilla	2
Página Legal	3
Introducción	4
Contenido	7
Variación genética. Equilibrio Hardy-Weinberg y mutación	9
Variación geográfica. Filogeografía	41
Diferenciación, flujo génico y estructura genética de las poblaciones, con énfasis en especies de plantas mexicanas	78
La selección natural, motor de la evolución	114
Conceptos de especie	141
Modelos de especiación	154
Las escuelas de clasificación biológica y sus vínculos con la historia evolutiva	179
Adaptación	207
La teoría del equilibrio puntuado	256
La extinción no sólo es tema del presente	286
Evolución de la morfología: tasas, tendencias y patrones	312
La evolución biológica y el desarrollo	339
Simbiosis celular y simbiogénesis como factores evolutivos de la especiación	371
Evolución del comportamiento	396

La búsqueda de adaptaciones en la naturaleza:el método comparativo en ecología	420
Coevolución	441