

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
ESCUELA DE BIOLOGÍA

Complemento de Clases Teórico-Prácticas

Fundamentos de Evolución Bloque 3

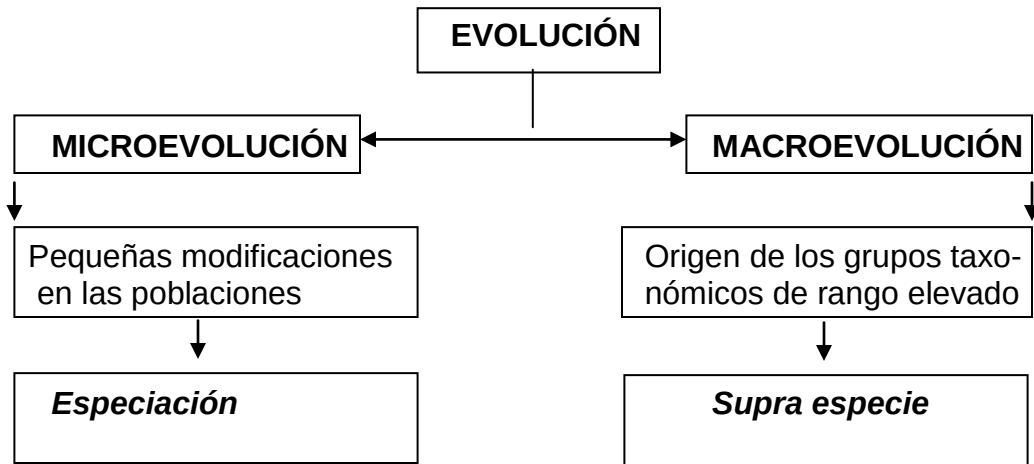
Autores

Dr. Claudio Sosa
Dr. Juan Bajo
Dr. Gabriel Bernardello
Dra. Bárbara Aria Toledo
Dr. Gustavo Pigino
Dr. Santiago Rodríguez López
Biól. Sabino Ortíz Beggia

Córdoba
2020

BLOQUE N° 3:

EVOLUCIÓN DE LAS ESPECIES



LA ESPECIACIÓN

Los pequeños cambios que ocurren dentro de las poblaciones –la microevolución- pueden conducir al surgimiento de nuevas especies, fenómeno denominado ***especiación***.

Las ***especies*** son grupos de poblaciones naturales que se cruzan o pueden entrecruzarse y se encuentran reproductivamente aisladas de otros grupos similares. El detalle esencial de esta definición es el aislamiento reproductivo. Sabemos que existen dos especies aparte cuando ambas pueden ocupar el mismo espacio sin entrecruzarse.

En términos de genética de poblaciones, los miembros de una especie comparten un reservorio génico netamente separado de los reservorios génicos de otras especies.

En la especiación, entonces, se presentan dos cuestiones importantes:

- Una cuestión central es cómo un reservorio de genes se separa de otro para iniciar una trayectoria evolutiva aparte.

- Otra cuestión subsidiaria es cómo dos especies, a menudo muy similares entre sí, habitan el mismo lugar al mismo tiempo, pero se mantienen reproductivamente aisladas.

Veamos cómo se resuelven ambas cuestiones en las dos formas de especiación conocidas: la especiación alopátrica y la especiación simpátrica.

1.1. Especiación alopátrica

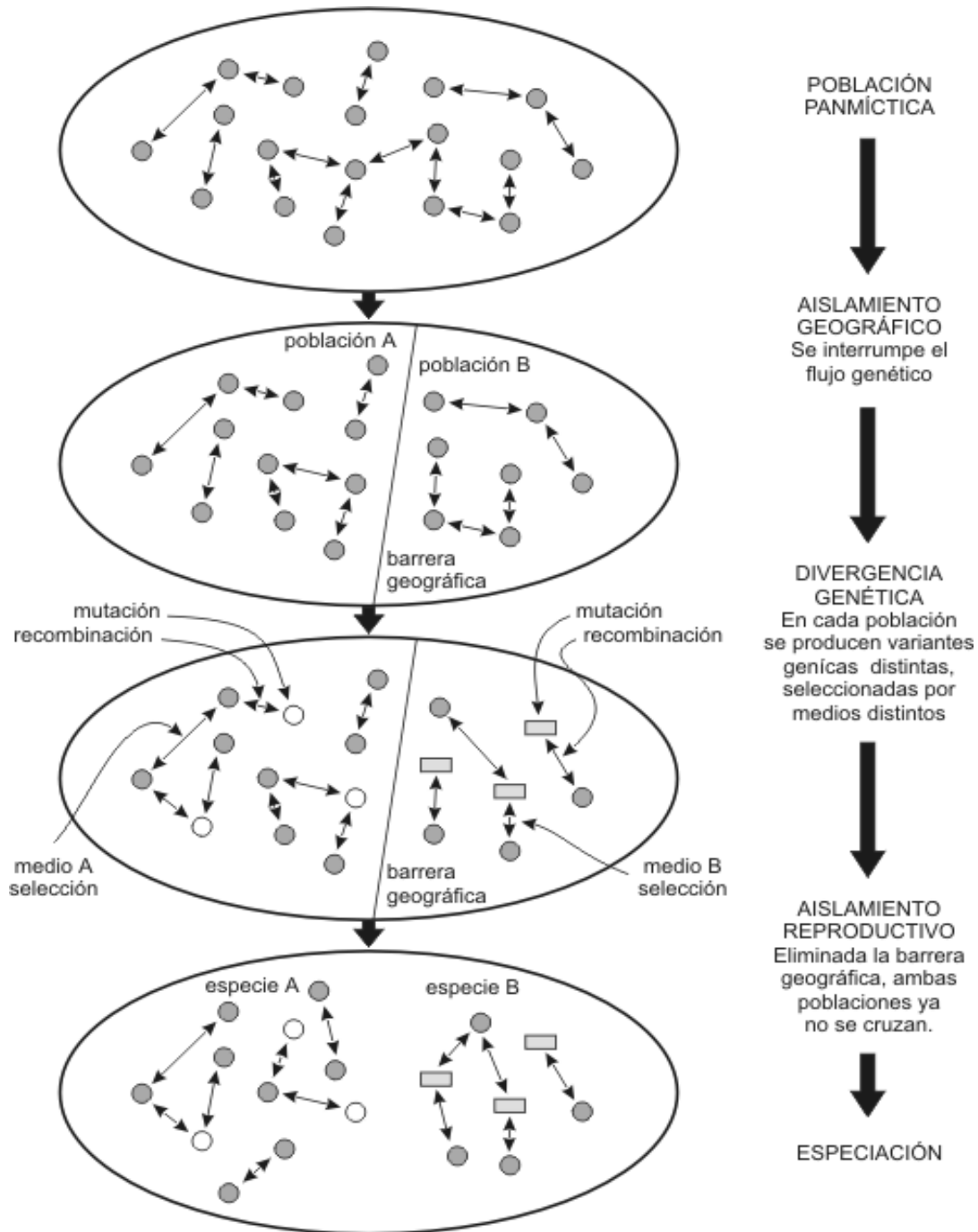
Este tipo de especiación se inicia con la separación de los individuos de una población a causa de la aparición de una **barrera geográfica**.

Las barreras geográficas son de muy distintos tipos. A menudo las islas se prestan para la aparición de especies nuevas; tal fue el caso de Australia cuando se fraccionó de Pangea. Otras barreras son menos obvias que los océanos. La aparición de áreas pantanosas entre dos hábitats puede ser una barrera efectiva; unos pocos metros de tierra seca pueden aislar a dos poblaciones de caracoles.

¿En qué forma el aislamiento geográfico conduce a la formación de nuevas especies?

Un aislamiento de este tipo tiene como consecuencia que el flujo genético se produzca separadamente en cada una de las poblaciones, dando lugar a un desarrollo independiente. Incluso el punto de partida para esta evolución será distinto: habrá genes del patrimonio genético original que estén más representados en un grupo que en el otro y viceversa. Además las mutaciones y combinaciones que ocurran estarán sometidas a diferentes presiones de selección, ya que los biotopos serán distintos. Primero surgirán dos razas distintas y tras un largo período de aislamiento llegarán a establecerse dos subespecies. Los cambios en el medio ambiente impulsarán a ambas subespecies a emigrar y colonizar nuevas áreas, e irán experimentando cada vez mayores divergencias genéticas, hasta llegar a constituir dos especies distintas que habitan en diferentes regiones, es decir dos **especies alopátricas** (del griego *allos*: diferente y del latín *patria*: hogar).

Si posteriormente se llegara a producir el encuentro de ambas especies en un territorio común, ya no sería posible el entrecruzamiento. Una vez que el aislamiento geográfico ha favorecido la divergencia y la especiación, empiezan a actuar un sinnúmero de otros mecanismos aisladores: son los mecanismos de **aislamiento reproductivo**. No todos los mecanismos de aislamiento actúan en todos los casos, pero sirven para fortalecer los límites entre las especies. Cualquier combinación favorable alcanzada en una de las especies se “diluiría” si el flujo genético se restableciera entre ellas.



Especiación alopátrica

Los **mecanismos de aislamiento reproductivo** son:

Precigótico	Ecológico	Preapareamiento
	Estacional	
	Etológico	
	Mecánico	
	Gamético	
Poscigótico	Genético	Posapareamiento
	esterilidad del híbrido	

Aislamiento ecológico. Si dos poblaciones son capaces de aparearse, pero no lo hacen porque viven en nichos ecológicos distintos, se dice que están aisladas ecológicamente. Por ejemplo: dos poblaciones de ciervos son capaces de entrecruzarse en el laboratorio. En la naturaleza una población vive del bosque y otra de un campo cercano. Cada población permanece casi completamente dentro de su propio nicho. En esta situación son prácticamente nulas las posibilidades de entrecruzamiento.

Aislamiento estacional. Aunque dos poblaciones habiten una misma región, sus períodos reproductores pueden ocurrir en distintas estaciones del año. Por ejemplo: en el norte de Europa, el saúco rojo florece dos meses antes que el saúco negro; sin embargo es posible cruzar las dos especies artificialmente.

Aislamiento etológico. Se debe a diferencias de comportamiento. Por ejemplo: en ciertos peces, aves e insectos, el macho y la hembra llevan a cabo rituales de cortejo muy elaborados, en los que cada movimiento de uno desencadena una respuesta específica del otro. Estos comportamientos vienen determinados genéticamente, y cualquier cambio en el ritual haría que el otro miembro de la pareja perdiera interés.

Aislamiento mecánico. Una pequeña modificación anatómica, aparentemente mínima, puede ser suficiente para evitar la cópula.

Aislamiento gamético. En animales se manifiesta mediante mecanismos modificadores de la acidez de las vías genitales, que ciertos tipos de gametas no pueden soportar, o a través de mecanismos inmunitarios anti-gametas extrañas.

Aislamiento genético. El hecho de que se produzca la fusión de las gametas no asegura que el cigoto pueda desarrollarse. Un cigoto producto de especies diferentes, en la mayoría de los casos no pasa de las primeras divisiones.

Esterilidad del híbrido. El caballo y el asno pueden cruzarse dando un híbrido, la mula. La prole sobrevive, es fuerte, pero no puede reproducirse.

1.2. Especiación simpátrica

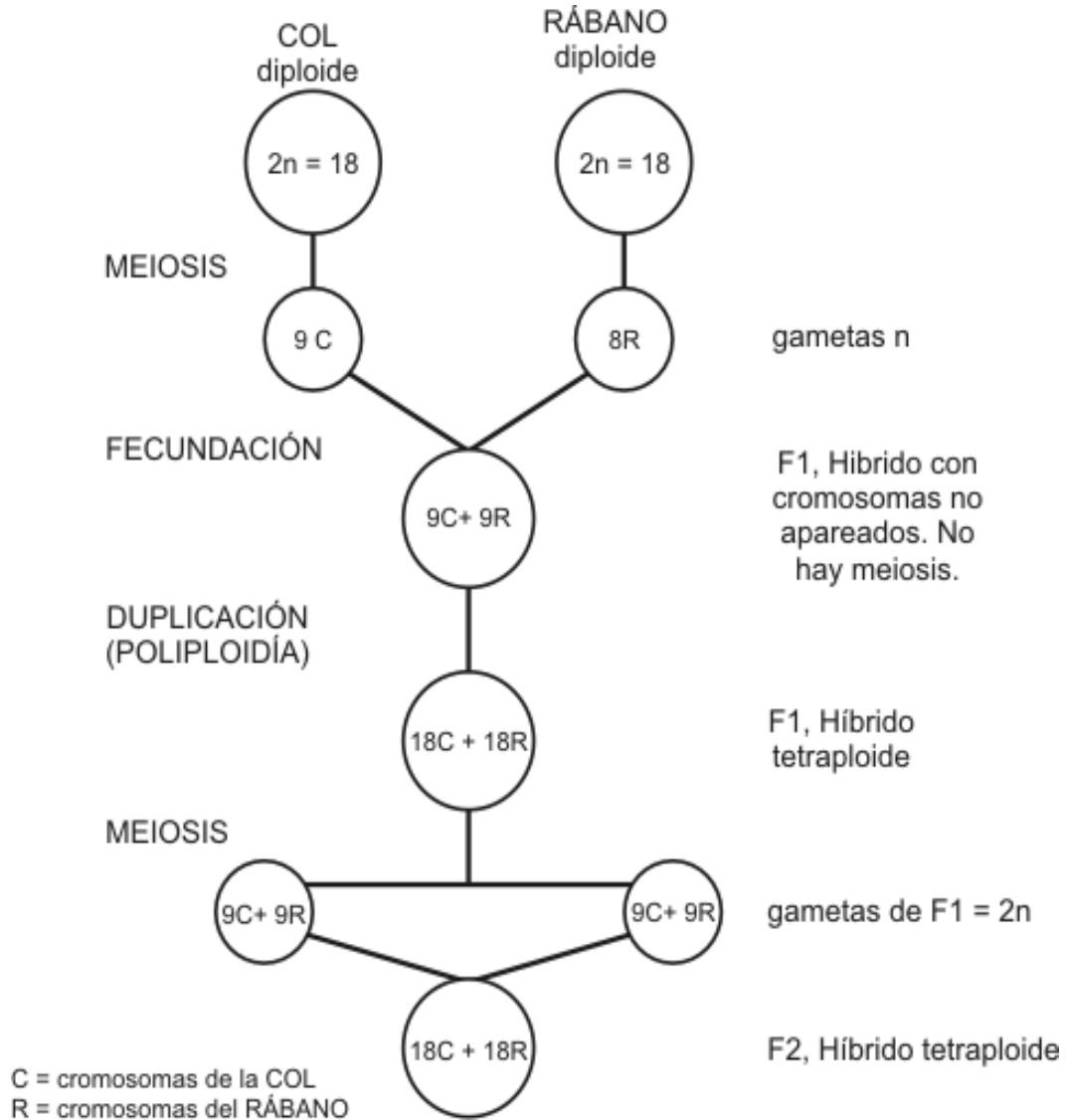
Es un tipo de especiación que puede ocurrir sin aislamiento geográfico (del griego *sym*: junto y del latín *patria*: hogar).

Los únicos mecanismos de especiación simpátrica conocidos hasta el momento consisten en una **hibridación** seguida de **poliploidía**, o bien en una **autopoliploidía**, y se verifican en vegetales.

El genetista ruso Karpetschenko realizó el experimento de cruzar plantas de distintas especies: rábanos y coles. De estos cruzamientos obtuvo algunos híbridos en la f1, pero casi todos resultaron estériles. Sólo unos cuantos llegaron a producir semillas y de éstas se desarrollaron plantas que se comportaron como una nueva especie (con algunas características del rábano, otras de la col y otras intermedias, y que no se cruzaban con las especies progenitoras).

¿Cómo fue posible? Ambas especies paternas poseen $2n=18$ cromosomas; cada una de sus gametas tiene por lo tanto $n=9$ cromosomas. Así pues, los híbridos f1 tendrán $2n=18$ cromosomas: 9 proceden del rábano y 9 de la col. Estos cromosomas han de formar pares de homólogos y, puesto que no lo son, la meiosis se produce con dificultad. Sin embargo, hay algunos casos aislados en los que la meiosis de los híbridos f1 se desarrolla de modo diferente. Pudo observarse que en la formación de los granos de polen no se llegaba a producir la primera meiosis, que normalmente reduce el número de cromosomas a la mitad. Así, los 9 cromosomas del rábano y los 9 de la col permanecían juntos y en la segunda división meiótica daban lugar a dos granos de polen, cada uno con 18 cromosomas. Naturalmente, esto puede ocurrir también en la formación de óvulos. Los híbridos f2 tenían 36 cromosomas: 18 del rábano y 18 de la col. Por lo tanto eran tetraploides y precisamente por eso podían efectuar una meiosis normal, puesto que los 18 cromosomas de la col formaban ahora 9 parejas de cromosomas homólogos y lo mismo ocurría con los provenientes del rábano. La poliploidía es un ejemplo de mutación genómica.

Sin duda Karpetschenko había producido una nueva especie y no hay nada de artificial en su experimento: más o menos la mitad de las 235.000 especies de plantas con flor tuvieron un origen poliploide y muchas especies agrícolas importantes, entre ellas el trigo, son poliploides híbridos.



**Especiación simpátrica. Híbrido poliploide de col y rábano
(cruza de Karpetschenko)**

Activiades

Parte I: Realidad de las especies

Lecturas obligatorias

- Templeton, A. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. En: Speciation and its consequences. Otte, D. & J. Endler (Eds.) Sianuer, Sunderland. (en el Aula Virtual)
- Hey J. 2001. The mind of the species problem. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (7): 326-329. (en el Aula Virtual)
- Hey J., Waples R.S., Arnold M.L., Butlin R.K. & Harrison R.G. 2003. Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (11): 597-603. (Fragmento). (en el Aula Virtual)

Para comenzar a discutir:

- 1 - ¿Considera Ud. en la “realidad” de las especies?
- 2- ¿En qué consiste el “problema de las especies”?
- 3- De acuerdo a lo discutido en el *item* anterior, en las clases teóricas y a lo que le dicta el sentido común ¿Cuáles son los posibles significados que pueden otorgarse a la palabra “especie”?
- 4- De acuerdo a lo discutido en los *item* 2 y 3, ¿Qué clases de ambigüedad pueden desprenderse de las definiciones de especie enunciadas y cómo se podría confrontar este problema?
- 5- ¿Cuál es el resultado del proceso evolutivo según Hey (2001) y de qué manera podría abordarse su estudio? ¿Qué problemas podrían surgir al encarar un trabajo de esta magnitud?
- 6- ¿Cree que existe alguna correspondencia entre las especies y los grupos evolutivos?

Fundamente su respuesta.

Parte II: Conceptos de especie

Leer los siguientes artículos:

- Gross L. (2007) Who needs sex (or males) anyway? *PLoS Biology* 5(4):e99 (en el Aula Virtual)
- de Meeûs T., Michalakis Y. & Renaud F. (1998) Santa Rosalia revisited : or why are there so many kinds of parasites in “the garden of earthly delights”? *Parasitol. Today* 14(1):10-13. (en el Aula Virtual)
- Schlick-Steiner B.C., Seifert B., Stauffer C., Christian E., Crozier R.H., Steiner F.m. 2007. Without morphology, cryptic species stay in taxonomic crypsis following discovery. *Trends Ecol. Evol.* 22(8): 391-392.

Luego de la lectura, responder:

7- ¿Cuál es la principal característica de la clase Bdelloidea y cómo repercute en la aplicación del CBS a este taxón?

8- De acuerdo al Concepto Biológico de Especie ¿Cuántos grupos esperaría encontrar dentro de la clase? ¿Cómo podría explicar entonces la ocurrencia de discontinuidades dentro de Bdelloidea?

9- ¿Qué otro concepto podría explicar a las categorías existentes dentro de esta clase?

Discuta los potenciales problemas de cada alternativa propuesta.

10- Enuncie al menos dos características que dificulten la aplicación del Concepto Biológico de Especie a los organismos parásitos.

11- De acuerdo a los problemas analizados y a los conceptos que Ud. conoce... ¿Cuáles aplicaría a las discontinuidades identificadas dentro de los grupos de organismos que exhiben un modo de vida parasitario? (Como antes, considere las posibles desventajas).

12- Teniendo en cuenta la diversificación de los organismos estrictamente asexuales y de los parásitos, por ejemplo, ¿Considera al sexo como a una condición *sine qua non* para el origen de los grupos evolutivos?

13- ¿Cuál es el problema que encaran los paleontólogos al incluir el factor tiempo en el estudio de la diversidad biológica y cómo redunda esto en la aplicación del Concepto Biológico de Especie a organismos extintos?

14- ¿Cómo solucionaría Ud. estos inconvenientes? (No olvide discutir ventajas y desventajas de sus propuestas).

15- ¿Cómo repercute la existencia de las especies crípticas en el concepto de especies morfológico? ¿Puede nombrar otro inconveniente para la aplicación de este concepto?

Parte III: Preguntas unificadoras
--

16- De acuerdo a lo discutido, está en condiciones de contestar la siguiente pregunta: ¿Cuáles son las dificultades que impiden la adopción de un único concepto de especie?

17- ¿Cree que algún día se arribará a una “solución radical al problema de las especies” (Ghiselin 1974)?

18- Explique la siguiente afirmación: “... [como el Concepto Biológico de Especie] se enfoca en el resultado y no en el proceso, ha resultado perjudicial para los estudios de los mecanismos de especiación...”.

19- ¿Qué fuerza/s mantiene/n la cohesión dentro de cada “especie”, y a la vez permite/n que estas se conserven como entidades discretas? ¿Qué concepto de especie hace alusión a esta cuestión?

Letters

Without morphology, cryptic species stay in taxonomic crypsis following discovery

Birgit C. Schlick-Steiner^{1,2,3}, Bernhard Seifert⁴, Christian Stauffer², Erhard Christian¹, Ross H. Crozier³ and Florian M. Steiner^{1,2,3}

1 Institute of Zoology, Department of Integrative Biology and Biodiversity Research, Boku, University of Natural Resources and Applied Life Sciences Vienna, Gregor Mendel Str. 33, A-1180 Vienna, Austria

2 Institute of Forest Entomology, Forest Pathology and Forest Protection, Department of Forest and Soil Sciences, Boku, University of Natural Resources and Applied Life Sciences Vienna, Hasenauerstr. 38, A-1190 Vienna, Austria

3 School of Marine and Tropical Biology, James Cook University, DB23, Townsville, Queensland 4811, Australia

4 State Museum of Natural History Goerlitz, Post Box 300154, D-02806 Goerlitz, Germany

Recently, Bickford et al. ^[1] highlighted the importance of exploring cryptic diversity. Their biology-focused contribution is a reminder of the original questions regarding the current debate between molecular and traditional taxonomy ^[2], and a call for synergies between these approaches. Only an integration of all disciplines can promote biological research at the tempo set by the biodiversity crisis ^[3,4].

But one point is left unemphasized: the undiminished relevance of morphology-based alpha taxonomy (MOBAT), which is still the most important discipline for assigning taxonomically valid names on the basis of name-bearing specimens (types). Types often date back to Linnaeus' time and are frequently unsuitable for molecular studies, despite progress in this field ^[5], even setting aside that museum curators usually refuse molecular sampling of fragile type specimens. MOBAT can link cryptic species to Linnean nomenclature and to established biological knowledge. Once discovered, many cryptic species can be identified by means of external physical characters ^[6], especially with methods of morphometric statistics ^[7].

Badly under-resourced ^[8], MOBAT cannot keep pace with the discovery of cryptic species, as illustrated by a topical example. An integrative approach revealed at least seven sympatric species hidden in two nominal species of western Palearctic *Tetramorium* ants ^[9]. Because most of these species are both common and widespread, it is risky to guess which were used for types by previous taxonomists; approximately 50 taxon names in synonymy, and their types (the oldest from 1850), demand scrutiny ^[10]. More than 500 publications over 150 years contain information on life history, ethology, social biology, semiochemistry, ecology and invasion biology of these ant species. But of which ant species? Biological knowledge that would help elucidate patterns and consequences of cryptic diversification ^[1] lies idle. Only analysing historical voucher material could tap these resources. However, the current working capacity of ant MOBAT is slight. Just two of >200 European myrmecologists work in numerical MOBAT as full-time professionals.

We guess that the situation is similar with other groups of organisms. While the discovery of cryptic species increases exponentially ^[1], the number of experienced MOBATists stagnates.

Even when uncovered by modern methods, many cryptic species remain taxonomically cryptic. Investment in all disciplines contributing to integrative taxonomy, including MOBAT, is essential if the promise of ‘profound implications for evolutionary theory, biogeography and conservation planning’ ^[1] is to be realised.

References

- 1 Bickford, D. et al. (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol. Evol.* 22, 148–155
- 2 Smith, V.S. (2005) DNA barcoding: perspectives from a ‘Partnerships for Enhancing Expertise in Taxonomy’ (PEET) debate. *Syst. Biol.* 54, 841–844
- 3 Will, K.W. et al. (2005) The perils of DNA barcoding and the need for integrative taxonomy. *Syst. Biol.* 54, 844–851
- 4 Whitfield, J. (2007) We are family. *Nature* 446, 247–249
- 5 Hajibabaei, M. et al. (2006) A minimalist barcode can identify a specimen whose DNA is degraded. *Mol. Ecol. Notes* 6, 959–964
- 6 Saez, A.G. and Lozano, E. (2005) Body doubles. *Nature* 433, 111
- 7 Seifert, B. (2002) How to distinguish most similar insect species – improving the stereomicroscopic and mathematical evaluation of external characters by example of ants. *J. Appl. Entomol.* 126, 1–9
- 8 Wheeler, Q.D. et al. (2004) Taxonomy: impediment or expedient? *Science* 303, 285
- 9 Schlick-Steiner, B.C. et al. (2006) A multidisciplinary approach reveals cryptic diversity in western Palaearctic *Tetramorium* ants (Hymenoptera: Formicidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 40, 259–273
- 10 Bolton, B. et al. (2007) Bolton’s catalogue of ants of the world: 1758–2005. Harvard University Press

EVOLUCIÓN TRANSESPECÍFICA o MACROEVOLUCIÓN

Hemos considerado, hasta el momento, los procesos involucrados en la Microevolución, entendiendo a aquella como las pequeñas modificaciones en las poblaciones. Ahora estableceremos el concepto de Macroevolución, considerando que concierne a la génesis de los grupos taxonómicos de rango elevado.

Recordemos, entonces, que en la base genética de la evolución se deben considerar:

- Variabilidad genética.
- Amplitud de las variaciones.
- Genética de poblaciones.

Recordemos, también que los agentes del cambio evolutivo son:

- a. Mutaciones: se producen sin que exista ninguna relación con su futura adaptación.
- b. Flujo de genes: se producen por ingreso o egreso de alelos en una población.
- c. Deriva genética: cuando se produce un cambio en el reservorio genético que ocurre como resultado del azar. En esta categoría se ubican dos procesos:
 - Efecto fundador: una pequeña población con genoma diferente al padre.
 - Cuello de botella: cuando la población se reduce.
- d. Apareamiento no aleatorio: autopolinización, selección sexual.
- e. Selección natural: es la reproducción diferencial de diferentes genotipos en una población. Se selecciona el fenotipo completo (todo el organismo). Los grupos de genes que producen colectivamente características fenotípicas coordinadas se conocen como complejos génicos coadaptados o cuando esta ligadas a un cromosoma (=supergenes). Como resultado de la selección natural se produce la adaptación, la cual puede considerarse dentro de dos rangos:
 - Adaptación al ambiente físico:
 - Cline: se denomina así a las variaciones fenotípicas interespecíficas que siguen una distribución geográfica y pueden ser correlacionadas con cambios graduales de condiciones ambientales. Ej.: gorriones, vinchucas.
 - Ecotipo: cada grupo de fenotipos distintos dentro de una especie que ocupa muchos hábitat diferentes. Ej.: plantas.
 - Adaptación al ambiente biológico:
 - Coevolución: cuando las poblaciones de dos o más especies establecen interacciones tan estrechas que cada una ejerce una notable fuerza

selectiva sobre la otra, ocurriendo ajustes simultáneos entre las especies involucradas.

LOS SISTEMAS de CLASIFICACIÓN

Los evolucionistas se han interesado en:

- 1) Un sistema que agrupe a las taxa según su relación filogenética (indican vías evolutivas).
- 2) La situación relativa de las taxa refleja su significado biológico; aunque dos taxas se hallen en la misma categoría pueden presentar un significado evolutivo distinto.

Cabe mencionar que en el contexto de los Sistema de Clasificación, Rensch (1954) ha propuesto, para interpretar la dinámica de las taxa, los términos **anagénesis** (indica el avance evolutivo) y **cladogénesis** (indica la diversificación o ramificación). Cabe indicar que en 1957, Huxley propone el término **estaticogénesis** para incluir a los procesos en los cuales los linajes ni se diversifican ni sufren ningún tipo de cambio sino que meramente persisten a lo largo del tiempo.

El término anagénesis se ha aplicado a casi todos los tipos de cambio evolutivo, tanto si dan lugar a un progreso notable o no, exceptuando el modelo de ramificación. Los episodios anagenéticos generalmente crean organismo con caracteres y capacidades nuevas que superan a las de los antepasados. Se dice que los organismos que presentan estas nuevas capacidades funcionales han alcanzado un nuevo *grado*. Los grados pueden ser monofiléticos o polifiléticos (ej. homeotermia), en tanto que las ramas resultantes de la diversificación o división de las líneas se denominan *clados* y han de ser monofiléticas al menos en el sentido amplio del término.

Actualmente se consideran dos perspectivas que analizan los Sistemas de Clasificación:

A - *Fenética*: consiste en clasificar los organismos no basados en las relaciones filogenéticas sino exclusivamente de acuerdo con los parecidos morfológicos. Constituye un progreso en objetividad y en estabilidad taxonómica pero a costa de reducir el significado evolutivo de la clasificación.

B - *Sistemática filogenética*: preferentemente se habla de cladismo (Hennig, 1950). Sostiene que la ramificación de los linajes constituye un hecho crítico en la evolución que suministra un dato objetivo para la clasificación. La cladogénesis crea automáticamente taxas hermanos del mismo rango, separados taxonómicamente del taxón ancestral, además todos los taxa han de ser

monofiléticos en el sentido restringido de que el último antepasado común se incluye en el taxón. Este sistema confiere cierta uniformidad y simplicidad a las clasificaciones, eliminando la subjetividad de muchas decisiones taxonómicas y mostrando la filogenia en su forma más pura; no obstante, a menudo oscurece el significado evolutivo y ecológico de los taxa.

MODELOS en SISTEMÁTICA

A. Modelos NO ADAPTATIVOS

Cada filo posee características propias que funcionan bien en su conjunto, propiedad que Darwin denominó *coadaptación*. Según ciertos biólogos no sería posible la evolución gradual de caracteres coadaptativos armónicamente, no habría ningún carácter adaptativo por sí mismo, por ende todos habrían evolucionado de forma más o menos simultánea. La hipótesis “saltatoria” postula que no habrían existido nunca intermedios y la nueva forma no habría sido seleccionada por su adaptación. La distancia morfológica entre un tipo nuevo de organismo y su antepasado tendría que haber sido recorrida de un solo salto. También explicaría la súbita aparición de muchos linajes nuevos como fósiles.

La hipótesis “saltatoria” se oponía a la noción de selección natural; así el fenómeno de la mutación parecía suministrar un mecanismo que explicaría este efecto saltatorio. Goldschmidt (1940) sugería que de vez en cuando surgían monstruosidades a través de mutaciones con un efecto fenotípico muy grande, que si estaban bien adaptados podría surgir de forma súbita un nuevo tipo de organismo. La probabilidad de que la eficacia biológica sea incrementada por un efecto mutacional realmente grande es evidentemente muy pequeña, así el número de “monstruos prometedores” que tendrían que surgir para dar tipos nuevos viables debería ser astronómico.

La *ortogénesis* es la evolución por tendencias que son bastantes constantes en cuanto a dirección a lo largo de períodos largos de tiempo, debido a características inherentes o inmanentes de los organismos implicados. Se usó bastante para explicar el incremento bastante gradual y continuo en el tamaño de las series fósiles en el tiempo. Hoy se sabe que muchas de las supuestas evoluciones ortogenéticas se deben a artificios de un registro fósil pobre (Ej.: alce irlandés).

B. Modelos ADAPTATIVOS

Es importante la idea de Wright sobre los picos adaptativos que explica el origen de discontinuidades entre las especies contemporáneas. Simpson (1944) indicó que el ambiente se halla dividido naturalmente en regiones en las que sus habitantes requieren ciertas formas características de adaptación, esas regiones

se hallan separadas por discontinuidades que actúan como umbrales adaptativos los cuales han sido atravesados numerosas veces en la historia de los seres vivos. Simpson considera que un taxón junto a los regímenes ambientales en los que vive constituye una *zona adaptativa*. Aunque en los linajes que exploran ambientes nuevos sean probablemente frecuentes las extinciones, la presión de selección para una adaptación a las nuevas condiciones sería elevada y la competencia sería mínima ya que la nueva zona presumiblemente no estaría ocupada por formas similares. Se denomina *postadaptación* al proceso de ajuste evolutivo a una zona adaptativa recién ocupada.

El *Modelo del Hipervolumen*. Consideramos *Bioespacio* a la representación geométrica de un ambiente potencialmente habitable. El hipervolumen ocupado por una especie completa está compuesto por los hipervolumenes combinados de todos los individuos de dicha especie y tendría un tamaño considerablemente superior al del hipervolumen de un individuo cualquiera. *Bioespacio* se usa para designar el hipervolumen ocupado por un grupo de organismos.

El *ecoespacio* queda definido por su función, representan picos adaptativos y en ecología se denominan generalmente *nichos*.

Pueden originarse grupos de especies que sean algo distintas morfológicamente cuando un episodio anagenético conduce a un linaje a lo largo de una vía adaptativa hasta un bioespacio que se diferencia del bioespacio ancestral en ciertas dimensiones. Las características morfológicas distintas que han evolucionado a partir de este linaje pionero y que han atravesado el límite adaptativo persistiendo en el nuevo bioespacio sirven para distinguir dicho linaje de los linajes precedentes de la misma.

La mayoría de las familias parecen haberse originado por la continuación de los mismos procesos que dan lugar a la formación de géneros. Tiene bastante éxito una respuesta fenotípica diferente a una oportunidad ecológica, dando lugar a un conjunto de especies; estas especies se agrupan en varios géneros. Si las diferencias son suficientes pueden dar lugar a una familia (Ej. pinzones, depránidos, lapas y dinosaurios-aves).

Modelos GENÉTICOS

Un problema general muy importante en relación al origen de los taxa superiores se refiere al tiempo requerido para la evolución de arquitecturas biológicas muy distintas. Parecen haberse producido grandes cambios morfológicos en períodos de tiempo geológico relativamente corto. Presumiblemente los organismos más complejos requieren más información genética que la más sensible. Los celenterados presentan unos 7 tipos de células, mientras que los Cordados poseen unos 200. Todos los tipos de células contienen un genotipo idéntico, cada tipo celular ha de presentar un desarrollo distinto, en el

que se hallará implicada la acción de cierto número de genes estructurales en secuencias ordenadas de forma armónica de modo que difieran de las de los restantes tipos celulares. Las diferencias entre células surgen probablemente de los tipos de genes que son activados y más específicamente de las diferencias en las secuencias y combinaciones de activaciones génicas que se producen.

En las células procariotas existen varios mecanismos de regulación (Jacob & Monod, 1961): algunos genes estructurales (dan RNAm) son controlados por genes operadores situados junto a aquellos en un filamento de DNA. Los genes operadores son a su vez inhibidos por un tipo de proteínas llamadas represores. Cada represor es específico de un operador. Cuando el represor se combina con el operador impide la transcripción del RNA mensajero a partir del gen estructural adjunto.

Resulta obvio que los genomas de los Metazoos requieren sistemas de regulación más elaborados. Los genes de los Metazoos están organizados en cromosomas por lo que los genes reguladores han de ser capaces de controlar genes estructurales que pueden estar situados en cromosomas distintos. Britton & Davidson (1969) han formulado un modelo general que resulta coherente. Los genes sensores (SEN) reciben un estímulo que da lugar a conexión de una batería de genes estructurales (S). Cuando se halla presente el agente inductor adecuado, el gen sensor activa genes integradores (I) adyacentes, que producen cada uno una molécula específica de RNA activador. Estas difunden por todo el genoma y forman un complejo de genes receptores (R). En resumen, un gen sensor detecta la necesidad de una serie de productos génicos y determina la transcripción de un integrador; el producto de dicha transcripción, el RNA activador, es detectado por cierto número de receptores que determina la transcripción de los genes estructurales.

Una consecuencia evolutiva de la existencia de un sistema de regulación en el genoma es que sólo pueden producirse cambios en los genes estructurales sino también en los genes reguladores. Para una batería dada de genes los efectos de una mutación en un gen sensor pueden variar desde la desactivación de la batería hasta la conexión de la misma con una sustancia activadora completamente nueva de modo que la batería funcionaría en circunstancias bioquímicas nuevas. La mutación del integrador también podría desactivar la batería o bien podría cambiar la composición de la misma, eliminando algunos genes estructurales y añadiendo otros. La mutación del receptor podría hacer que un gen estructural determinado pase a formar parte de otra u otras baterías nuevas y o eliminaría de algunas o de todas las baterías de genes a las que pertenecía.

Otro patrón de cambio puede venir por el lado de las alteraciones cromosómicas. Las radiaciones que con tanta frecuencia siguen al origen de un nuevo tipo adaptativo producen variaciones más o menos distintas del nuevo tema morfológico, pero esencialmente el mismo grado de complejidad. Estas radiaciones han de basarse primariamente en la remodelación de genes y

combinaciones de genes dentro de una jerarquía de regulación. No obstante también puede producirse cierta expansión del genoma regulador, así como evolución de los complementos de genes estructurales (Ej. mamíferos del Mesozoico, radiación de los primitivos equinodermos, Moluscos). King & Wilson (1975) han consignado un ejemplo al nivel de familias: investigaron las diferencias genéticas entre los chimpancés y el hombre y encontraron que en lo que concierne a los complementos de genes estructurales no diferían más que especies gemelas de mamíferos. No obstante las diferencias morfológicas son impresionantes, y se deberían al sistema de regulación.

Existen tres tipos principales de cambios evolutivos, los cuales han de actuar de modo conjunto:

- 1) Cambios en la frecuencia de genes estructurales y en los alelos de genes reguladores.
- 2) Remodelación de los genes.
- 3) Crecimiento del genoma primariamente por elaboración del aparato de regulación.

Es posible que la evolución del genoma regulador esté asociada con cierto número de fenómenos evolutivos. El desplazamiento de caracteres de una parte de una ontogenia a otra parte puede representar por ejemplo la remodelación de los genes reguladores. Entre los cambios más comunes cabe incluir la retención de caracteres juveniles en el adulto (pedomorfosis) y el desplazamiento de la reproducción a etapas ontogenéticas más tempranas (neotenia). Tales desplazamientos, y sobre todo la neotenia, se han postulado que explicaban el origen de taxa que van desde subespecies a filos.

PATRONES de EVOLUCIÓN FILOGENÉTICA

- **Evolución divergente:** Cuando una población se aísla del resto de la especie y debido a presiones selectivas particulares comienza a seguir un curso evolutivo diferente. Por este proceso se puede llegar a ecotipos o especies nuevas.

Por ejemplo, *Ursus arctos*, el oso pardo, se difundió por todo el Hemisferio Norte, desde los bosques caducifolios a través de los bosques de coníferas hasta la tundra. Esto sucedió hace aproximadamente 1,5 millones de años. Como es tan característico de las especies muy difundidas presenta muchos ecotipos locales. Durante una de las glaciaciones masivas del Pleistoceno, una población de *Ursus arctos* se separó del grupo principal y según la evidencia fósil, este grupo, bajo la presión selectiva del ambiente hostil, evolucionó originando el oso polar, *Ursus maritimus*. Los osos pardos, aunque son miembros del orden de los carnívoros y

están muy relacionados con los perros, son principalmente vegetarianos y suplementan su dieta sólo ocasionalmente con peces y animales de presa. Por el contrario, el oso polar es casi completamente carnívoro o su dieta básica la constituyen las focas. El oso polar difiere físicamente de los otros osos en varios aspectos, incluyendo su color blanco, sus dientes de tipo carnívoro, su cabeza y hombros más aerodinámicos, y las cerdas rígidas que cubren las plantas de sus pies, asegurando aislamiento y tracción sobre el hielo resbaladizo.

Como ilustra el ejemplo del oso polar, la evolución divergente puede llevar no sólo a la diferenciación de ecotipos adaptados localmente, sino también a la formación de especies nuevas.

Los mecanismos de la evolución de las especies y del aislamiento reproductivo que hemos revisado en unidades previas se aplican sólo a la división o a la evolución divergente de la especie. En la evolución divergente de las especies, dos poblaciones de una sola especie paterna se convierten en especies separadas como resultado del aislamiento del flujo de genes, seguido por divergencia genética. Con frecuencia, a la evolución divergente de las especies se la llama evolución “verdadera”, porque es posible (por lo menos al principio) establecer si las dos presuntas especies están de hecho aisladas desde el punto de vista reproductivo.

Sin embargo, en los registros de los fósiles, las cosas no son tan sencillas. Los fósiles, al estar muertos y petrificados, no se pueden procrear, por lo que resulta difícil establecer si están aisladas desde el punto de vista reproductivo de otros fósiles. Por lo anterior, los paleontólogos hacen distinciones entre las especies solamente sobre bases morfológicas: si dos fósiles son tan diferentes estructuralmente como lo son dos especies modernas, entonces los fósiles son asignados a especies diferentes. Supongo que una especie completa, bajo la selección direccional masiva, cambia con el tiempo y los especímenes más recientes son muy diferentes de los anteriores. Si las diferencias son lo suficientemente grande, podría suponerse que no es posible que los organismos más recientes pudieran cruzarse con los anteriores, por lo que formarían una especie independiente. En otras palabras, con el paso del tiempo, una sola especie se desarrolla en otra distinta. En esta situación, las dos especies nunca coexisten y no se puede probar directamente el aislamiento reproductivo entre las formas tempranas y recientes. A este proceso se le llama evolución filética de las especies.

Debido a que no está completo el registro de los fósiles, éste no revela si es la evolución divergente o la filética la que domina la historia evolucionista. Si la evolución divergente es más común, como la hipótesis de muchos biólogos evolucionistas, pero no se encuentran los fósiles suficientes, entonces parecerá que casi todos los linajes evolucionistas muestran una evolución filética. Si empezamos con una especie moderna y nos remontamos al pasado, sería posible reconstruir una “historia evolutiva filética”, hasta un antepasado antiguo. Sin

embargo, esta historia filética podría ser simplemente un muestreo selectivo de una historia divergente mucha mayor, en la cual la mayor parte de las ramas no dejó fósiles.

- **Evolución convergente:** Organismos que ocupan ambientes similares suelen parecerse entre sí, aunque sólo tengan una relación filogenética muy lejana.

Cuando los organismos están sujetos a presiones selectivas similares, muestran adaptaciones similares. Las ballenas, un grupo de mamíferos que incluye a los delfines y las marsopas, son similares a los tiburones y otros peces grandes en su forma hidrodinámica y otros aspectos externos, pero las aletas de las ballenas ocultan los remanentes de una mano de tetrápodo. Las ballenas son homoeotermos, al igual que sus antecesores terrestres y poseen pulmones en lugar de branquias. De modo análogo, dos familias de plantas invadieron los desiertos en diferentes partes del mundo, originando a los cactus y euforbias. Ambas desarrollaron tallos carnosos grandes, con tejido reservante de agua y espinas protectoras, y parecen superficialmente similares. Sin embargo, sus flores completamente diferentes revelan sus orígenes evolutivos ampliamente separados.

- **Evolución paralela.** El paralelismo implica a menudo tanto homologías como analogía. Según Gaylor Simpson, el paralelismo es el desarrollo de caracteres similares por separado en dos o más líneas de origen común y basándose, o estando canalizadas, en características de dicho antepasado.

No siempre puede diferenciarse claramente paralelismo de convergencia. Hablando estrictamente, se da evolución convergente cuando los descendientes se parecen más entre sí en relación a alguna característica que no lo hacían sus antepasados. La evolución paralela implica que dos o más líneas han cambiado de forma semejante, de modo que los descendientes más evolucionados de las mismas son tan similares entre sí como lo eran sus antepasados.

La evolución de los marsupiales en Australia fue paralela a la evolución de los mamíferos placentarios en otras partes del mundo. La evolución de los mamíferos placentarios fue independiente de los correspondientes marsupiales pero siguiendo líneas paralelas debido a su adaptación a formas de vida similares. Algunas de las semejanzas entre un verdadero oso hormiguero y un hormiguero marsupial se deben a homología (ambos son mamíferos) y otras a analogía (los dos comen hormigas).

También en las plantas son frecuentes la evolución paralela y convergente, como el caso de convergencia entre los cactus del Nuevo Mundo y las euforbias o lechetreznas africanas. Otro caso en plantas lo plantea la evolución de las estructuras reproductoras de las fanerógamas: durante mucho tiempo se incluía a los brezos (*Ilex*), primaveras (*Primula*), Polemoniáceas, mentas, Escrofulariáceas, gencianas, campanillas (*Campanula*), madreselva (*Lonicera*) y margaritas

(Compuestas) en el superorden Simpétales; aunque algunas de dichas flores puedan ser estrictamente homólogas, los botánicos están seguros en la actualidad de que otras, quizá la mayoría, representen paralelismos y convergencias.

LA EVIDENCIA del REGISTRO FÓSIL

Una de las pruebas más firmes sobre la evolución viene del registro fósil, el cual revela que la diversidad de organismos que han poblado la Tierra es el resultado de tres grandes patrones de especiación acoplados con los efectos de la extinción:

- 1) **Cambio filético** - . Un patrón observado en el registro fósil es el cambio dentro de un solo linaje de organismos, el cual se conoce como cambio filético. Bajo las presiones de selección direccional una especie acumula gradualmente cambios hasta que, finalmente, es tan diferente de sus predecesores que puede ser considerada con propiedad como una nueva especie. El concepto darwiniano de la evolución subrayó la acumulación lenta, gradual de los cambios, y el cambio filético por supuesto, es una versión a gran escala de los acontecimientos microevolutivos tan hábilmente documentados por los genetistas de poblaciones.
- 2) **Cladogénesis** - . Es la partición de los linajes o “formación de ramas”. Las especies formadas por cladogénesis son los descendientes contemporáneos de un antecesor común. Los paleontólogos están dando mayor peso a la cladogénesis que al cambio filético. Mayr sostiene que la formación de especies nuevas por la escisión de poblaciones pequeñas del tronco parental (efecto fundador) es responsable de casi todo el cambio evolutivo principal. En estas poblaciones pequeñas, las combinaciones genéticas favorables, si existen, puede aumentar rápidamente en número y frecuencia sin ser diluidas por el flujo de genes. Así, la evolución no ocurre probablemente de manera continua y gradual, sino a impulsos, que dan cuenta de los incrementos súbitos de nuevas especies observados en muchos puntos del registro fósil. Sin embargo estos dos modelos no se han visto como alternativas, sino como modelos complementarios. Los organismos de las Islas Hawaii, como los de las Galápagos, ofrecen ejemplos de cladogénesis en islas volcánicas. Así en los miembros del género *Cyanea* (plantas endémicas de Hawaii) existe una marcada diferencia en tamaño y forma de las hojas, considerándose que todas las especies han evolucionado de plantas semejantes a *C. lobata* (verde oscuro), a partir de la cual se produjeron formas con hojas aciculadas y pequeñas (como las presentes en una especie que crece en áreas muy expuestas), y otras de hojas similares a los frondes de helechos (que habitan las áreas resguardadas y húmedas de las islas).
- 3) **Radiación adaptativa** - . Gaylor Simpsos recalcó que la radiación adaptativa es el patrón principal de la macroevolución. En el registro fósil se descubre

como la diversificación repentina (en el tiempo geológico) de un grupo de organismos que comparten un antecesor común, que a menudo también acababa de aparecer. La radiación adaptativa está asociada con la apertura de una nueva frontera biológica, que puede ser tan vasta como la tierra o el aire o, como en el caso de los pinzones de las Galápagos, tan pequeña como un archipiélago. La radiación adaptativa generalmente se considera como una combinación de la cladogénesis y del cambio filético. El registro fósil cuenta con numerosos ejemplos de radiación, así hace unos 300 millones de años, los reptiles, liberados de la existencia anfibia por el invento del huevo amniota, se diversificaron rápidamente en los ambientes terrestres. Una explosión evolutiva semejante y todavía más rápida dio origen más tarde a las aves. Cuando los dinosaurios se extinguieron, los mamíferos, similarmente, hicieron una súbita irrupción en la escena evolutiva, de modo que muchos tipos diferentes de mamíferos aparecen simultáneamente en el registro fósil.

EVIDENCIAS DE LA MACROEVOLUCIÓN

Las evidencias de la macroevolución, o el proceso que Darwin llamó “descendencia con modificación”, caen en cinco categorías.

- 1) **El número de especies:** La evidencia de la gran diversidad biológica que aportaron las expediciones de los siglos XVIII y XIX, era opuesta al pensamiento creacionista y a la idea del fijismo. Los creacionistas trataron de defenderse de quienes dudaban de las especies fijas e invariables modificando la definición de especie. Decían que algunas especies creadas originalmente, y por tanto no eran realmente especies en el sentido de la creación especial. Algunos creacionistas decían que eran los géneros los que habían sido creados de manera especial y no las especies. El hecho concreto es que el número de especies catalogadas alcanza a 1,4 millones y se especula que el número real alcanzaría los 30 millones.
- 2) **Biogeografía:** En épocas de Darwin y Wallace, la idea creacionista sostenían que cada especie había sido creada especialmente para una forma de vida particular y ubicada en la localidad para la cual era adecuada. Pero los aportes de sus viajes permitieron postular la idea de que los seres vivos son lo que son y están donde están a causa de los acontecimientos ocurridos en el curso de su historia previa.
- 3) **El registro fósil:** revela una sucesión de formas simples hacia las más complejas. Son el resultado de una modificación gradual experimentada por los miembros sucesivos de una línea continua de ascendencia. Darwin no encontró, en sus estudios sobre fósiles, lo que realmente estaba buscando: evidencia de una transición gradual entre una especie y otra. Sin embargo una serie de hallazgos contemporáneos a la aparición del “Origen de la especie”, comenzaron a hechar luz sobre este aspecto de la teoría (así, en 1862 se

encuentra *Archeopterix*, y en 1879 se da a conocer la genealogía del caballo - por O. Marsh). Esta evidencia cimienta la idea de que las secuencias fósiles exhiben una serie gradual de cambios en las características anatómicas, conectando a formas más antiguas con las formas modernas y revelando vías divergentes a partir de antecesores comunes.

- 4) **Homologías:** evidencias en las estructuras homólogas y en las vías bioquímicas. Por ejemplo, todos los vertebrados poseen un plan similar en la organización de sus extremidades (todos tienen 4 miembros) y poseen sacos branquiales (por lo menos en alguna etapa de su vida embrionaria). La evidencia que encontraba Darwin repetidamente sugería patrones obsoletos contruidos con materiales ya confeccionados. La base celular de la vida se planteó una década después de la publicación del libro de Darwin, y los posteriores descubrimientos de la naturaleza doble de las membranas celulares, el papel de los ribosomas en la síntesis de proteínas, la organización interna de los cilios y flagelos eucarióticos, la glucólisis, la cadena de transporte electrónico, la multitud de papeles desempeñados por el ATP y, lo más importante de todo, el código genético, pusieron en claro la unidad histórica de todos los organismos vivos.
- 5) **La imperfección de la adaptación:** la adaptación puede significar: el estado de encontrarse ajustado al ambiente; un proceso dentro de la vida de un organismo individual (fisiología), o dentro de una población durante el curso de muchas generaciones (evolutiva); o bien, puede referirse a una característica particular. Un hecho era claro para Darwin, no todas las adaptaciones (“dispositivos”) son perfectas sino que son tan buenas como deben serlo. Hay gradaciones y variedades de adaptaciones, no simplemente un conjunto de soluciones perfectas para un problema dado. En el mimetismo encuentra Darwin el apoyo para la idea de cómo las mejoras graduales podrían ser continuamente ventajosas para los organismos individuales.

MACROEVOLUCIÓN: UNA VISIÓN DESDE LAS TEORÍAS

En el marco de la Síntesis Moderna (Huxley, 1942) la evolución gradual de las especies puede ser explicada mediante la aparición de pequeños cambios genéticos aleatorios y de su tría por la selección natural. Según Mayr, la Síntesis consiste esencialmente en dos cosas: una teoría de cambio genético y una extrapolación de esta teoría a todos los aspectos de la evolución.

La acción de la selección natural esta basada en la supervivencia diferencial de las mutaciones favorables y desfavorables. Si las condiciones del medio cambian las especies cambian por progresivo desplazamiento de los caracteres genéticos iniciales de la especie por nuevos caracteres genéticos mejor adaptados a las nuevas condiciones.

Los darwinistas consideran a la macroevolución como microevolución sostenida durante millares o millones de años. La teoría Sintética predice que, si las series de fósiles estuviesen conservadas en su totalidad, se podrían seguir in situ las transformación de las poblaciones, de modo que se podrían reconocer especies cada vez más alejadas por sus caracteres de la especie inicial.

Sin embargo existe otra perspectiva de análisis que surge de la llamada Teoría de la Evolución por Equilibrio Puntuados o Intermitentes. Cada especie nueva aparece bruscamente en las series fósiles y después persiste sin cambios durante largos períodos; luego una especie dada es reemplazada muy pronto, sin transición, por otra. Así en el registro fósil habra largas fases en las que aquellos permanecen estabilizadas durante mucho tiempo, fases que son interrumpidas puntualmente por bruscos episodios en los que nuevas especies reemplazan a las antiguas. Esta teoría sostiene de manera convincente la idea de que cada especie es una entidad individual, desatada en el tiempo por un origen, una historia y un final.

Las teorías modernas de la especiación admiten que la selección natural no crea las especies, en el sentido de que no intervienen en la creación de dos comunidades reproductoras a partir de una. Las consecuencias de esta conclusión son de gran alcance, ya que ahora tenemos una teoría del cambio genético y una teoría del origen de las especies nuevas, ambas relacionadas, pero no idénticas; la primera trata de la modificación de las adaptaciones de las especies; la segunda, de la sucesión de las especies, sucesión que engendra los géneros, las familias, los órdenes existentes en la actualidad o que hayan existido en el pasado.

Según la Teoría Sintética, la tasa evolutiva de los caracteres debería ser exactamente superponible a la taxonómica, ya que según esta teoría la aparición de nuevas especies es simplemente consecuencia de los cambios adaptativos. Pero si la especiación es un fenómeno distinto del cambio adaptativo, las tasas evolutivas de los caracteres y las tasas taxonómicas no estarían correlacionadas.

Existe un desacoplamiento de la macro y la microevolución. Un fenómeno que se observa frecuentemente en la macroevolución permite ver como en algunos casos pueden combinarse secuencias de especiación y secuencias de cambios adaptativos; se trata de las tendencias evolutivas.

Ejemplo: Según Simpson, la selección natural en el seno de las poblaciones de los Equidos ancestrales imponía una dirección a los cambios adaptativos en el seno de una especie y entre especies. De esto resulta evidente que los cambios microevolutivos se acumulan para producir los cambios macroevolutivos, o de otro modo, que las tendencias evolutivas son simple consecuencia de una selección en el seno de las poblaciones. Esto no ocurre en las series fósiles, por ende aquí falta

el argumento reduccionista según el cual la macroevolución no es sino consecuencias de la microevolución.

En 1972, Gould y Eldredge proponen la idea de que en el momento en que una especie va a ser reemplazada por otra en la línea evolutiva, varias especies hijas nuevas son candidatas a la sucesión. Cada una de ellas posee las adaptaciones particulares a ambientes distintos y estas adaptaciones no están “orientadas” en relación con unas determinadas tendencias evolutivas sino distribuidas al azar. Sin embargo, si el ambiente dado resulta más favorable a la expansión de una especie particular dotada de la correspondiente adaptación, una única especie persistirá duraderamente mientras que las otras se extinguirán rápidamente. Si este proceso se repite en cada nueva etapa de especiación, y si es siempre el mismo tipo de ambiente el que se revela como más favorable a la expansión de una especie, se observará, entonces, una tendencia evolutiva en la sucesión de las especies de la estirpe. Habrá ocurrido una selección a nivel de especie un éxito diferencial de las especies recientemente creadas en cada etapa de especiación. E, incluso, si no hay tendencia alguna en el seno de la estirpe, la tendencia evolutiva se producirá en la secuencia de sucesión.

Lo que importa reconocer es que hay numerosos niveles de evolución semi-independientes, cada uno de los cuales posee su propia categoría de fenómenos, y éstos, deben ser explicados por sí mismos, no se debe intentar reducirlos a los términos de los niveles subyacentes.

En el año 1942, el genetista alemán Richard Goldschmidt propuso la hipótesis de que hay macromutaciones, la cual fue desacreditada. No obstante su idea (mutaciones de efectos instantáneos considerables sobre los individuos) es muy parecida a la que proponen en la actualidad los genetistas acerca de las mutaciones que afectan a los sistemas de regulación génica. La macroevolución era para él un cambio fenotípico a gran escala, sostenido mediante cambios genéticos también a gran escala, es decir por modificaciones cromosómicas.

Por la misma época, el paleontólogo alemán Schindewolf rechazó la opinión de que las lagunas entre fósiles se debían a insuficiencias en el registro. El admitió entonces que habría un desarrollo repentino de tipos nuevos, nuevos paises de organización corporal definían nuevos grupos de especies que aparecían como un proceso que no era compatible con la modificación lenta y regular de las estirpes por la selección natural.

Simpson, en 1944, afirmó que aquellas lagunas eran artificios debidos a la fosilización, y que las series de fósiles demostraban que el 90% de toda la evolución se realizaba de modo filético reflejando la modificación adaptativa de las estirpes en relación con los cambios de las condiciones del medio. El propone los términos “microevolución”, “macroevolución” y “megaevolución”. Su principal aporte fue la “evolución cuántica” sobre el cual se basaba la megaevolución, aquella implicaba cambios genéticos rápidos que se producían en las poblaciones

pequeñas en el curso de las cuales los organismos realizaban las viejas adaptaciones, atravesaban una fase preadaptativa, y finalmente alcanzaban rápidamente un nuevo estado adaptativo diferente. En 1953 deja de lado la megaevolución y las fases preadaptativas e inadaptativas de la evolución cuántica, y apareció la selección natural como en casi todos los escritos de la Teoría Sintética de los '50, como el único mecanismo que dirigía la totalidad de los cambios genéticos. De otro modo, diremos que el reduccionismo de Simpson fue más radical de lo que era en 1944.

Las novedades evolutivas como causa de las mutaciones

Los biólogos evolucionistas interesados en la macroevolución tratan de comprender la forma en que se produjeron los grandes cambios fenotípicos (como la aparición de plumas en las alas) en grupos importantes de organismos (como las aves). Ellos estudian tendencias evolutivas importantes a través del tiempo geológico.

Un cambio en el diseño básico de un organismo puede producir algo único. Entre los ejemplos de características poco comunes se encuentran las alas de los insectos, las flores de algunas plantas superiores y las plumas de las aves. Por lo común, estas “nuevas” estructuras, llamadas preadaptaciones, son variaciones en alguna estructura ya existente. Es decir, surgieron para cumplir una función pero tuvieron suficiente plasticidad evolutiva para ser modificadas por otras. Las plumas de las aves son un buen ejemplo de preadaptación, pues surgieron a partir de las escamas de los reptiles; el oído medio de los mamíferos es una preadaptación que se originó de un elemento modificado de la mandíbula de los reptiles.

¿Cómo ocurren tales cambios “novedosos”? Muchos tal vez se deban a cambios en el desarrollo. Genes reguladores pueden ejercer control sobre cientos de otros genes. Cambios genéticos muy ligeros en genes reguladores podrían causar grandes cambios estructurales. Por ejemplo, la mayor parte de los organismos presentan crecimiento alométrico, o sea velocidades de crecimiento distintas para diferentes partes del cuerpo. Conforme el ser humano crece y madura, su tronco y piernas crecen más rápido que la cabeza. El crecimiento alométrico es un fenómeno que ocurre en muchos organismos, como ejemplos de él cabe mencionar al cangrejo violinista macho con su único brazo desproporcionadamente grande, y al pez luna, con las grandes dimensiones de sus estructuras caudales. Si las velocidades de crecimiento se alteran aunque sea un poco pueden ocurrir cambios drásticos en la forma del organismo. El tamaño descomunal de las astas del extinto alce irlandés, *Megaloceros*, un enorme cérvido que media 2,5 m de altura y cuyas astas tenían 3 m de extremo a extremo, se debió a crecimiento alométrico. Las astas del ciervo irlandés crecían 25 veces más rápido que el cráneo. El ancestro del alce irlandés no poseía las enormes astas. El crecimiento alométrico, entonces, permite una variación que puede ser conservada o eliminada en el curso de la evolución.

Algunas veces las características novedosas son resultado de cambios en al sincronía del desarrollo. La *paedogénesis* es la retención de características juveniles de los ancestros en los descendientes adultos. Como adultas, muchas salamandras tienen características que sus ancestros sólo presentaban en las fases inmaduras. Es obvio que la retención de las branquias, un ejemplo de paedomorfismo en algunas salamandras como el ajolote, modifica sus características conductuales y ecológicas.

Macroevolución y registro paleontológico

La macroevolución se refiere a los cambios en los tipos de especies en el tiempo evolutivo, e incluye: 1) el origen de las tendencias evolutivas; 2) la radiación adaptativa; y 3) los efectos de la extinción sobre la evolución.

En el registro paleontológico hay varios ejemplos de cambios en los linajes que parecen exhibir una tendencia global. Por ejemplo, en la evolución de las flores, el número de partes florales, como estambres y pétalos, tiende a reducirse. El linaje de los mamíferos presenta una tendencia evolutiva hacia un incremento en el tamaño del cuerpo. Las tendencias evolutivas son válidas sólo en términos muy amplios debido a que hay muchas excepciones individuales a una tendencia general. Aunque la evolución de los elefantes ha revelado una tendencia en el sentido del aumento del tamaño, varios elefantes extintos eran más pequeños que sus ancestros.

Los seguidores del gradualismo y los del equilibrio intermitente algunas veces discrepan acerca de la interpretación de las tendencias evolutivas. La evolución del caballo es un ejemplo de este caso. Como suele representarse, la evolución de este animal muestra una progresión desde la especie ancestral más pequeña hasta la mayor. Los gradualistas sugieren que estas tendencias ilustran una transformación lenta y uniforme en el tiempo. Sin embargo, los defensores del equilibrio intermitente argumentan que tal tendencia se debe sólo a que hemos dispuesto varias especies diferentes en una serie lineal, lo que produce la impresión de una tendencia gradual. Ambos puntos de vista concuerdan en que el árbol evolutivo del caballo es mucho más complejo que una serie lineal, con muchas especies divergentes, algunas menores y otras mayores. La tendencia hacia el mayor tamaño es más obvia cuando se considera el linaje sobreviviente y se excluyen los otros.

Se ha sugerido que la selección de especies produce tendencias evolutivas de manera muy parecida a como la selección natural modifica con el tiempo a los individuos de una población.

En la selección natural, los individuos que sobreviven y producen la mayor cantidad de descendencia tienen el mayor efecto sobre la evolución. En la selección de especies, la especie que sobrevive más en la historia evolutiva y

produce la mayor cantidad de nuevas especies tiene el mayor efecto en la tendencia evolutiva. Pero el sentido de la tendencia es consecuencia de presión ambiental. Si las condiciones ambientales cambian, la tendencia puede invertir su sentido o simplemente cesar.

Radiación adaptativa

Una vez que surge una característica novedosa que representa un avance evolutivo, puede ocurrir la *radiación adaptativa*, en la que un organismo ancestral se diversifica para cumplir una serie de funciones ecológicas distintas. La radiación adaptativa es la evolución de muchas especies relacionadas en un período relativamente corto.

El concepto de *zonas adaptativas* se creó para ayudar a explicar por qué ocurren radiaciones adaptativas. Las zonas adaptativas son nuevas funciones ecológicas o hábitos que no existían en un organismo ancestral. A nivel de especie, las zonas adaptativas son esencialmente idénticas a nichos (o sea la función ecológica de una especie en una comunidad); enunciados como “vuelo nocturno para capturar insectos” y ‘natación en la superficie del océano’ describen algunas zonas adaptativas. A niveles de clasificación superiores, como géneros y familias, el concepto de zonas adaptativas es un poco más teórico. Una zona adaptativa a este nivel representa una vía ecológica a lo largo de la cual evoluciona el grupo taxonómico.

Cada zona adaptativa puede ser ocupada por un solo grupo de organismos. Si una zona adaptativa está desocupada, puede ser explotada por radiación adaptativa. Una especie surgida recientemente puede aprovechar una zona adaptativa aunque ésta, ya se encuentre ocupada, siempre que tenga características que lo hagan comparativamente superior a los ocupantes originales.

Al parecer, la radiación adaptativa es más común en períodos de cambio ambiental importantes, pero es difícil determinar si tales cambios en realidad activan dicha radiación.

Es posible que un cambio ambiental importante tenga un efecto indirecto en la radioadaptación al incrementar la rapidez de extinción, la cual da por resultado nichos vacíos, que quedan disponibles para que se dé la radiación adaptativa. Los mamíferos, por ejemplo, habían surgido millones de años antes de experimentar radiación adaptativa, la cual se cree fue activada por la extinción de los dinosaurios. En un período relativamente corto después de esta extinción, los mamíferos evolucionaron hasta ocupar y explotar una variedad de modos de vida, surgieron variantes voladoras, corredoras, excavadoras, nadadoras.

La aparición de características evolutivas novedosas se asocia con cada período importante de radiación adaptativa. Por ejemplo, conchas y esqueletos

pueden haber sido las características nuevas causantes de un período de radiación adaptativa al comienzo de la era paleozoica, en la cual surgieron la mayor parte de los fila animales, vivos o extintos en la actualidad.

Debe tenerse cuidado al deducir una relación de causa y efecto entre la aparición de una característica evolutiva novedosa y la radiación adaptativa. Es tentador formular una explicación simplista y enunciar, por ejemplo, que la evolución de la flor desencadena la radiación adaptativa de miles de especies de plantas con flores. Quizás estas plantas experimentaron una rápida radiación adaptativa como resultado de la evolución de un método más competitivo de reproducción (la flor). Sin embargo, la radiación adaptativa de las plantas con flores puede ser una consecuencia de otros avances en lugar de las flores o además de ellas.

EXTINCIÓN

El ciclo de las Extinciones

Las eras geológicas están divididas en períodos, los cuales tiene límites que están fijados por extinciones de especies. Durante los últimos 250 millones de años ha habido ocho grandes extinciones. Algunas de las más importantes coincidieron con los límites entre los principales períodos geológicos. Estas extinciones fueron periódicas y tuvieron lugar aproximadamente cada 30 millones de años. Más aún, parecen existir períodos cíclicos más grandes, de 80 a 90 millones de años, entre las extinciones en masa más importantes con extinciones excepcionalmente importantes cada 225 a 275 millones de años.

- 1) Las extinciones en masa podrían estar relacionadas con el período de traslación del Sol en torno al centro de la galaxia, que dura de 200 a 250 millones de años. Si el Sistema Solar entrara en una nebulosa o en una nube de polvo en su trayecto alrededor de la galaxia, el polvo diseminado podría afectar a la recepción de energía radiada por el Sol y enfriar el planeta, lo que afectaría a la biosfera. El argumento en contra de la periodicidad afirma que las extinciones en masa podrían ser sólo la suma de varios sucesos puntuales menores que parecen ser cíclicos, es decir, las extinciones colectivas en una escala de tiempo geológico, que es incierta en sí misma, podrían no ser más que una mera coincidencia.
- 2) Los fenómenos astronómicos parecen explicar mejor la aparente periodicidad de las extinciones. El Sol, como todas las estrellas de la galaxia, oscila perpendicularmente al plano galáctico, completando un ciclo aproximadamente cada 60 a 80 millones de años. El Sol cruza el plano medio y alcanza la distancia máxima de éste dos veces en cada ciclo o, aproximadamente cada

30 millones de años. El paso del Sol entre las densas nubes ubicadas en el plano medio podría reducir la irradiación solar hacia la Tierra e iniciar cambios climáticos que podrían afectar a la vida de forma dramática. Sin embargo, no existe evidencia de que la nube de polvo sea lo suficientemente densa para bloquear al Sol a su paso por el plano medio, que tarda varios millones de años en completarse. Las extinciones, por tanto, podrían coincidir con el acercamiento del Sol a sus posiciones extremas alejadas del plano galáctico. La extinción de los dinosaurios y un importante número de otras especies, hace 65 millones de años, ocurrió en el momento en que la galaxia parece volverse más vulnerable a los niveles más altos de radiación cósmica de una supernova en explosión, que podría ionizar la capa superior de la atmósfera terrestre produciendo una neblina que bloquearía la luz solar.

- 3) Aproximadamente dos veces cada millón de años se invierte el polo magnético de la Tierra. Después de un extenso período estable de cientos de miles de años, la intensidad del campo magnético decae durante un corto período de varios miles de años. En algún momento el campo se colapsa y la Tierra se encuentra totalmente desprovista de campo magnético y la magnetósfera desaparece. Esta última capa protege a la Tierra de la radiación de partículas del viento solar, este bombardeo podría influir en la composición de la capa superior de la atmósfera, produciendo niveles más altos de óxidos nitrosos, que a su vez podrían producir una neblina que bloquease al Sol. Algunas inversiones magnéticas coinciden con la extinción de las especies, pero no se ha demostrado que tales inversiones ocurran de modo periódico.
- 4) La Teoría del Impacto establece que las capas de rocas limítrofes entre el período Cretácico (K) y el Terciario (T), contienen una capa de barro compuesto de sedimentos con un contenido elevadamente inusual de iridio y una fina capa de carbono orgánico. El iridio es normal en los asteroides. Un meteoro excepcionalmente grande pudo haber chocado contra la Tierra, los desechos obstruirían el cielo y sumirían al planeta en un frío helado. Retrocediendo en el registro geológico, los científicos han descubierto capas más antiguas que contienen concentraciones anómalas de iridio. Estas capas coinciden con otras extinciones. La periodicidad de las extinciones, que parece ser de unos 26 millones de años, podría ser atribuida al movimiento de la Tierra a través del plano galáctico, cuya perturbación gravitatoria podría expulsar cometas de la Nube de Oort. También se ha sugerido que el sol tiene una compañera una enana negra, llamada Némesis, que pasa cerca de la nube de Oort cada 26 millones de años, y provoca una gran lluvia de cometas sobre la Tierra.

Los ciclos de las extinciones en masa son correlativos a los fenómenos terrestres. El más largo de estos ciclos duró aproximadamente unos 300 millones de años y está relacionado con el ciclo de las corrientes conectivas en el manto. Empezó con una aceleración de la convección en el manto que desencadenó la escisión del supercontinente. Esta separación aprisionó las cuencas oceánicas

causando la elevación del nivel del mar y las transgresiones del mar tierra adentro. También aumentó la actividad volcánica, lo que dio lugar a un incremento del dióxido de carbono atmosférico. Como consecuencia de ello se produjo un efecto invernadero que originó un calentamiento en todo el planeta. Estos acontecimientos tuvieron lugar desde finales del Cámbrico a finales del Devónico (hace aproximadamente de 500 a 350 millones de años) y desde principios del Jurásico a finales del Eoceno (hace aproximadamente de 200 a 50 millones de años).

La segunda fase del ciclo de 300 millones de años fue un tiempo que estuvo caracterizado por una baja actividad conectiva en el manto, la unión de los continentes en un supercontinente, la separación de las cuencas oceánicas con el subsiguiente descenso y regresión del nivel del mar, una reducción del dióxido de carbono atmosférico debido a los bajos niveles de actividad volcánica, y al desarrollo de un efecto refrigerador con disminución de temperaturas en todo el mundo. Estas condiciones prevalecieron desde finales del Precámbrico hasta principios del cámbrico (de unos 700 a 550 millones de años), desde finales de la era Paleozoica al Triásico (de 400 a 250 millones de años) y durante la última parte de la era Cenozoica (el período en el que ahora vivimos).

Causas terrestres de las extinciones

- Deriva continental: El movimiento de las placas produjo reordenamientos geológicos, de la biota y modificaciones en el clima. Al final, el 50% de las familias y el 95% de las especies marinas se extinguieron a fines del Paleozoico, hace 240 millones de años (la mayor extinción en masa que la Tierra haya experimentado nunca).
- Períodos de glaciación: La mayor glaciación tuvo lugar a fines del Precámbrico, hace 680.000.000 de años, desapareció el fitoplancton.
- Enfriamientos climáticos: Aquellos que no son fruto de la glaciación, sino que dependen de muchos factores, incluyendo la inclinación del eje de la Tierra, la posición de los continentes y la circulación de las corrientes marinas y atmosféricas.
- Erupciones volcánicas: Mediante la expulsión de enormes cantidades de ceniza y polvo volcánico se produjo una disminución sustancial de la temperatura global, lo que bloqueó la energía solar y causó la extinción en masa de plantas y animales. Sólo la disminución del 5% de la radiación solar causaría un enfriamiento de la superficie terrestre de hasta 12°C, que sería suficiente para desencadenar una nueva glaciación. Algunos geólogos piensan que los cristales formados a grandes presiones, así como la abundancia de iridio en los sedimentos del Cretácico y Triásico, no tienen por qué ser debidos

a impactos de meteoros, sino que pudieron haber sido producidos por poderosas erupciones volcánicas.

- Impacto de meteoritos: Un meteorito grande o varios de tamaño intermedio pudieron arrancar de la Tierra el suficiente material para oscurecer la atmósfera durante al menos seis meses. Parece entonces que sólo una masiva lluvia de meteoros que abarcara períodos de tiempo similares y que se extendieran a lo largo del tiempo que duraran las extinciones pudo afectar a los bióticos de toda la Tierra.

Efecto de las extinciones

Las especies aparecen y desaparecen incluso bajo condiciones óptimas. Es como si perdieran su capacidad competitiva, siendo relegadas por especies superiores mejor adaptadas. La supervivencia de una especie a una extinción no significa necesariamente que ésta sea mejor, sino que los perdedores desarrollaron ciertos rasgos desfavorables inicialmente adecuados.

Cada vez que se produce una extinción la vida se ve forzada a empezar de nuevo. Aquellas especies que sobreviven sufren una mutación para llenar totalmente los nuevos nichos produciendo especies nuevas. La nueva especie deberá desarrollar adaptaciones originales que le permitan una ventaja adaptativa sobre las otras. La adaptación puede llevar a que especies exóticas que prosperaron durante las extinciones secundarias debido a su superespecialización sean totalmente incapaces de sobrevivir a las extinciones en masa.

La naturaleza está constantemente experimentando con diferentes formas de vida, y, cuando una falla, es relegada y tirada al basurero de las extinciones, donde nunca más será experimentada de nuevo. Una vez que una especie desaparece lo ha hecho para siempre; la probabilidad de que reaparezca esa combinación particular de genes es infinitamente pequeña. Por ello la evolución es un camino de una sola dirección, y, aunque las especies se perfeccionan para alcanzar el óptimo en su medio ambiente característico, nunca puede volver al pasado.

El hecho de que los dinosaurios no fuesen los únicos en desaparecer, ya que el 70% de las especies conocidas a finales del Cretácico también se extinguieron, indica que algo en el medio ambiente les hizo inadecuados para sobrevivir.

Si la presión mediambiental produce nuevas especies, entonces los humanos fueron una consecuencia de las glaciaciones. El humano tiene la capacidad consciente de cambiar su medio ambiente para favorecer sus propósitos, convirtiéndose en algo más que meros pasajeros en el transcurso de la evolución. Mientras permanecieron sin evolucionar y sus poblaciones fueron

capaces de sostenerlos dentro de la capacidad del medio, probablemente fueran una fuerza beneficiosa para mantener las poblaciones de tras especies en equilibrio. Fue sólo al final de la última glaciación cuando aumentó su población, argumentándose que ciertas especies de grandes mamíferos (mastodonte, mamut) se extinguieron a finales de esta glaciación al ser diezmados por la mano del hombre.

Extinciones modernas

Se estima que el número de animales que desaparecen excede en gran medida a la media natural, ya que se estima que 100 especies desaparecen cada día. La extinción de nuestra propia especie no es fácil de prevenir, ni tampoco requiere algo tan catastrófico como una guerra nuclear. Si las tendencias actuales de destrucción ambiental continúan, la catástrofe se producirá igual, sólo tardará un poco más.

El ser humano ha tenido un profundo impacto en la extinción. El enorme incremento en la producción humana nos ha llevado a extendernos a regiones del planeta que antes no eran parte de nuestro territorio. Los hábitats de muchas especies vegetales y animales han sido alterados o destruidos por esa gran cantidad de seres humanos. La destrucción de un hábitat puede dar por resultado la extinción de un organismo.

Bien es cierto que algunos biólogos temen que la Tierra haya entrado en el período más grande de extinción masiva de toda su historia, y que esto haya sido desencadenado por actividades humanas.

¿Pueden los cambios microevolutivos originar especiación y macroevolución?

Hemos visto que mecanismos como la reproducción diferencial a través de selección natural, mutación, deriva genética y migración explican la microevolución, o sea los cambios microevolutivos que ocurren en una población. Si esta población continúa aislada en forma reproductiva de su especie progenitora, mutación y selección la hacen divergir más. Dados los cambios suficientes, la población se convierte en una nueva especie.

¿Pueden estos organismos utilizarse para explicar la evolución de géneros, familias y taxa superiores?, ¿Pueden la selección natural explicar la macroevolución?, ¿Puede la genética de poblaciones ayudar a explicar los principales acontecimientos evolutivos?

Los biólogos inscriptos en la Teoría Sintética aprueban que aquella justifique a la macroevolución. Esto es, dado el tiempo suficiente, el mismo

proceso que lleva a la especiación produce nuevos géneros, nuevas familias, nuevos órdenes, nuevas clases y nuevos fila o divisiones.

Sin embargo, debe insistirse en que la teoría sintética, en su relación con acontecimientos macroevolutivos, de hecho no ha sido probada, pese a que la apoya un considerable cuerpo de datos de muchos campos. Algunos biólogos se cuestionan acerca de si la adaptación es tan significativa en la evolución de taxones superiores como lo es en la microevolución, por ejemplo. Siempre será posible descubrir que otros mecanismos evolutivos tienen una participación importante en los acontecimientos macroevolutivos. Si esto ocurre, los mecanismos implicados en la evolución deberán ser reevaluados a la luz de los nuevos datos.

Mapas conceptuales

