

GENETICA DE POBLACIONES EN EL TROPICO AMERICANO XXX*. LAS CATEGORIAS TAXONOMICAS Y CRITICAS A LA TEORIA NEODARWINISTA COMO TEORIA COMPLETA DE LA EVOLUCION

Por *H. F. Hoenigsberg*

Instituto de Genética, Universidad de los Andes,
Bogotá, D. E., Colombia.

En este artículo hemos querido discutir las divisiones que existen a nivel de especies como las consideran los taxónomos. Los que trabajan en la taxonomía de plantas o de animales llegan a distinguir separaciones por medio de las características más salientes, que ellos con su experiencia juzgan importantes para la separación taxonómica, entre individuos de una y de otra especie. Esta separación puramente subjetiva con atributos heurísticos del que la ejecuta tiene su fundamento en la experiencia indispensable para distinguir entre las muchas características aquellas que tienen valor diagnóstico.

Hay que recordar que de las 18-20 categorías de que hace uso un taxónomo no todas poseen un valor equivalente en su significado complejo. Hay algunas cuyo criterio para agrupar géneros en órdenes es muy diferente al que se usa para otra agrupación y para otros individuos. Los atributos, sea en número o en calidad, pueden ser muy diferentes en la colocación del tigre en la familia Felidae que en la colocación de la abeja en la familia Apidae. Los criterios que se usaron para elaborar esa familia Felidae son válidos para ella, pero pueden no serlo, como en efecto no lo son, para colocar la abeja en la Apidae con otros Himenópteros.

Naturalmente, que la especie por ser la categoría taxonómica que distingue entre los tipos de animales y de plantas, es la más importante de las jerarquías en la clasificación de los animales y de las plantas.

LAS ESPECIES: Como dijimos antes, la distinción entre los diferentes "tipos" de animales y de plantas es lo que resulta del estudio del taxónomo de la forma que conoce. Esos tipos son precisamente las especies en la naturaleza, que el estudioso que las reconoce y que les distingue entre ellas las separaciones que a su vez justifican la nomenclatura específica con que las identifica. Hay especies morfológicamente tan diferentes que su separación se sugiere de por sí; sin embargo, hay otras para las cuales es preciso hacer un reconocimiento detallado para descubrir las características y solamente el aislamiento reproductivo sirve para separarlas. Este último es el caso de las especies sinmórficas (sibling species, en inglés). Se trata entonces de encontrar la discontinuidad entre las poblaciones que se sospechan como pertenecientes a especies o tipos diferentes. Dado que los procesos evolutivos que han dado origen a la separación del *continuum* en varios puntos es diferente en distintos casos, no es posible establecer una regla universal que sirva para justificar la separación entre una y otra especie. Sin embargo, hay biólogos, sobre todo importantes geneticistas que insisten en que las especies deben considerarse como formadas cuando se presenta la ausencia del flujo genético. No obs-

* Este trabajo es una modificación del XXV de esta serie que apareció en el volumen de memorias del Congreso Latinoamericano de Genética, Maracaibo, Venezuela, 1983.

tante, existen especies, que el taxónomo separa, que se intercrucian y que producen híbridos con otras.

Dado que las razones que sirven al taxónomo "de la vieja escuela" son fundadas en los "grados de diferencias morfológicas que encuentran entre los individuos, es a menudo objeto de embarazo el encontrar como un morfo del polimorfismo de una especie lo que el taxónomo clasifica, por haberlo considerado una discontinuidad morfológica, como especie. Hay también casos de conspecificidad a pesar de que se encuentren diferencias marcadas en las estructuras, en las edades, en los sexos, en los lugares que ocupan, en la presencia de ciertos mutantes y en formas que ilustran la variación individual.

Por lo tanto, es muy arriesgado para un taxónomo considerar solamente la comparación morfológica porque puede, dándole importancia diagnóstica, cometer errores. El problema que debe resolver el taxónomo es cómo conciliar el concepto de especies con los "tipos" de la naturaleza. Los taxónomos atentos a la base morfológica de la especiación han encontrado que pueden existir en una misma población mendeliana grupos con diferencias estructurales, que manifiestan simples rasgos del polimorfismo o de otras indicaciones de la variación individual normal. Obviamente que estas "formas" diferentes no pueden ser consideradas como pertenecientes a especies diferentes. Por otra parte, también se han encontrado poblaciones simpátricas (que viven en una misma zona) con características idénticas, pero que no pueden ser clasificadas como pertenecientes a una misma especie por tener identidad morfológica puesto que no se cruzan entre sí. Por las razones antes expuestas ha sido muy difícil e inapropiado usar como único criterio para la clasificación el parecido morfológico sin tener en cuenta la afinidad genética que existe entre grupos de individuos. No deja de haber serios problemas en el uso del aislamiento sexual, i. e., la posibilidad de una total falta de intercruciamientos entre las poblaciones, como base para la definición de especies. Por ejemplo, Huxley (1963) discute que la especiación es un fenómeno múltiple que puede generarse por varias fuentes. Por ejemplo, puede producirse por razones de colocación geográfica, dando lugar a las discontinuidades que impresionan los procesos de diferenciación taxonómica en aquellas partes del fenotipo de uso en la práctica de la clasificación. Con la diferenciación geográfica se produce la separación espacial que origina en muchos casos la diversificación biológica indispensable para la especiación total. Sin embargo, existen críticas al respecto (vea Hoenigsberg, 1987a en prensa). Las características llevadas por los individuos separados geográficamente, con el pasar de las generaciones pueden engendrar los cambios adaptativos a las situaciones del ecosistema local y modificar, para atender a esas necesidades locales, los promedios estadísticos que a su vez arrastran a las muchas características que constituyen la unidad biológica

que llamamos especie. Un ejemplo bastante bueno sobre esta especiación alopátrica producida entre tipos parecidos es lo que se da en lugares diferentes tanto en clima como en condiciones edáficas. Si los "tipos" se extienden por zonas diferentes pero llegando a tocarse y a cruzarse en los márgenes de sus distribuciones geográficas (en zonas parapátricas) entonces esas poblaciones no pueden considerarse como especies sino como subespecies, cuando no hay una separación genética. Lo que ha habido es un abismo espacial que, por ejemplo en *Drosophila* y otros insectos, no da lugar necesariamente a una unidad biológica total. Lo que mantiene las dos poblaciones de *Antirrhinum glutinosum* en la Sierra Nevada de España, separadas, la una alrededor de 800 m, la otra a 2.800 m (Baur, 1932) es un factor ecogeográfico y no la imposibilidad por parte de las subespecies de cruzar la barrera geográfica que las separa. Mientras vive en las alturas es resistente a las heladas y puede crecer en esas condiciones, la de las colinas bajas es susceptible. Las plántulas de *Antirrhinum* de las tierras más bajas crecen derechas pero en desventaja en las alturas en donde selección natural las rechaza. En cambio, un segmento de la población mendeliana es mantenido en las montañas frías porque crecen pegadas a los abismos y porque son resistentes a las heladas. Baur observó que mariposas y otros insectos harían posible el transporte del polen entre una y otra zona sin ninguna dificultad. Sin embargo, la situación ecológica impide que las plántulas crezcan a esas alturas prohibitivas.

TAXONOMIA Y EVOLUCION

La taxonomía moderna es fundamentalmente evolutiva. Esto quiere decir que no es una disciplina exclusivamente clasificatoria que se agota en ese afán; sino que pretende también incluir filogenia. Esta última tendencia no surge de datos observables directamente sino que se puede inferir de los datos no paleontológicos que no poseen una dimensión temporal. Una cosa son las definiciones de los objetos taxonómicos de clasificación. Los datos son en buena medida anatómicos que se expanden hacia otros campos, puesto que incluyen prácticamente todo lo que se pueda decir de una planta o de un animal. Esta práctica morfológica corresponde en buena medida a lo que se hace y se publica en los Museos y Herbarios de Latinoamérica y aun de todo el mundo.

Para formar taxa evolutiva es crucial la propinquidad de la descendencia y ésta se puede usar como evidencia con base en la semejanza entre ellos. La semejanza es de distintos tipos: hay semejanza por homología, como también por paralelismo, por convergencia, por mimetismo o por azar. Estos procesos deben definirse y sus resultados interpretarse. Por ejemplo, uno de los grandes problemas reside en decidir entre las semejanzas por homología y las de convergencia. La primera surge por

propinquidad en la descendencia mientras la segunda no. Los criterios que sirven para reconocer la convergencia deben estudiarse.

Cuando se comparan características y las secuencias de ellas que varían dentro de los grupos, se debe distinguir entre formas primitivas y especializadas en una misma secuencia así como también relacionar en una secuencia los caracteres a su ancestro común por propinquidad (= proximidad, vecindad, cercanía, parentesco, genealogía).

En esta tarea de revisión crítica no trataremos los estudios y análisis experimentales que sobre homologías moleculares de híbridos ADN-ADN en taxa diferentes han servido para separar evolución convergente por analogías de evolución convergente por homologías (vea la discusión de Gould, 1985). Nos asisten dos razones para no hacerlo ahora, (1) porque creemos que en la filogenia por el método de ADN-ADN de Charles Sibley y de John Ahlquist (1986 en prensa y aún no publicado) que comenzó hace unos 10 años debe salir, y (2) porque nos reservamos el derecho a comentar con más datos este importante aporte a la sistemática molecular.

En este momento quizá convenga anticipar que nosotros no es que abracemos esta metodología molecular porque tengamos la tentación de caer en ese mal hábito intelectualmente estéril del reduccionismo que asume que las buenas explicaciones no pueden surgir sino del romper las unidades en sus partes constitutivas y que por lo tanto la sistemática del ADN filogenético tiene méritos por su *status* de código genético. ¡No! De hecho, la morfología sigue siendo la primera guía (usualmente adecuada). Sin embargo, a menudo no genera suficiente independencia al tratar de separar las homologías de las analogías. Las partes de una planta y de un animal a menudo no mantienen suficiente independencia: el desarrollo ontogenético y el crecimiento se entrelazan con otros parámetros biológicos en una telaraña de correlaciones que pueden proporcionar efectos de cascada por todo el cuerpo del organismo. En cambio la cinta del ADN es, con su mensaje de miles de pares de bases, que significan otras tantas unidades taxonómicas comparables (en comparación con las 20 o 30 características de la morfología usual), lo suficientemente compleja como para que la identidad homológica pueda (en la separación térmica del híbrido ADN-ADN) ser fácilmente separada de la analógica. El método molecularmente comparativo hace uso precisamente de la afinidad de dos copias simples de ADN cuya separación por calor es tanto más rápida y fácil cuanto menos afinidad haya entre las cintas enfrentadas.

En lo que sigue comentaremos la técnica morfológica por ser aún la más utilizada.

EVIDENCIA MORFOLOGICA COMO TAL

Muchos procesos evolutivos se pueden observar en plena acción. También se puede ver en acción pequeños segmentos de filogenia. Estos segmentos filogenéticos no tienen mucho valor práctico para clasificar, aunque sí para ejemplarizar y para desarrollar los principios válidos. Aún, las series de cambios paleontológicos son filogenéticos por inferencia porque los procesos de reproducción y de parentesco no se pueden observar con ellos. Sin embargo, conceptos de agrupación genética, de equilibrios mutacional-selectivo, de carga genética, de tasa de cambios evolutivos, de extinción, de colonización, de unidad demográfica, de tamaño efectivo de las poblaciones, etc., que nos vienen a ayudar desde la genética de poblaciones evolutiva son de gran importancia para convertir los datos incompletos en inferencias sensatas sobre filogenia. Por lo tanto, es perfectamente cierto que la clasificación taxonómica utiliza conceptos y definiciones para los cuales los datos no son directamente observables. En realidad las otras ciencias inductivas también lo hacen; la física utiliza objetos que no se han observado directamente sin que por eso se pueda cuestionar la validez y utilidad de sus interpretaciones en términos de las partículas y procesos que han surgido sólo por inferencia. Aun entre los taxonomistas ha existido confusión en este sentido, particularmente entre aquellos influidos por la inmovilidad de las especies, preconizada en la taxonomía de Lineo y sostenida por las variadas escuelas religiosas que han generalmente preferido enseñar que todo lo que tiene el planeta surge de la creación divina. De hecho esta incomprensión fue la base para lo que Saint-Hilaire, refiriéndose a las burlas de las que fue objeto Lamarck, dijera "lo atacaron por todos los flancos por decir... que las especies de hoy vienen de otras antiguas" (vea, *Fragments Biographiques, Précédés d'études sur la vie, les averages et les doctrines de Buffon*, París, 1838 p. 81).

Aquí cabría distinguir dos cosas, la definición y la evidencia que la definición permite. La evidencia, los datos anatómicos, embriológicos, fisiológicos, etc., no son filogenéticos tomados individualmente pero con las definiciones de las categorías taxonómicas en términos evolutivos adquieren esa dimensión. Usualmente las semejanzas producen la evidencia que permite la inferencia pero no porque los individuos pertenezcan a un taxón porque sean semejantes, sino más bien por el contrario, los individuos son semejantes porque pertenecen a un taxón. Linneo dijo una vez que el género hace caracteres, o sea los fenómenos que sus propinquidades le confieren y no lo contrario. Estas aseveraciones constituyen el elemento central de la taxonomía evolutiva y cuando se sostiene lo contrario tenemos la taxonomía no evolutiva. La útil distinción anterior ha producido las diferencias entre quien reco-

noce que las categorías se definen en términos filogenéticos aunque las taxa se definan por sus relaciones somáticas que eventualmente resultan de la filogenia y que por lo tanto son tal vez la evidencia de la bondad clasificatoria (Simpson, 1962).

Una de las dificultades que han tenido los taxónomos tradicionalistas con los modernos ha sido que los primeros han trabajado con materiales de museo de herbarios, alejados del animal y su entorno. Los especímenes preservados en alcohol, aunque magníficas guías para el trabajo diario, no pueden reflejar por sí solos el holomorfo (el animal total) y el ambiente de proveniencia.

Sin embargo, a menudo y de todas maneras aun para el que va al campo, solamente una parte del individuo, animal o planta, se usa para la clasificación. En los fósiles la parte dura del fósil y a veces sólo fragmentos. Por estas razones prácticas de lo que hay, los datos para la clasificación han provenido esencialmente de una sola parte, la anatómica. En algunas ocasiones se han usado sólo las genitales de los insectos (en la entomología). Esta limitación en los datos puede ser justificable para grupos relacionados, como subespecies o especies de géneros. Para categorías superiores se requieren más datos.

Mucha información se nos escapa del informe fósil de especies ya extinguidas y por eso conviene poseer siempre un ordenamiento y una pauta intelectual que permita el salto con base en lo conocido de las especies modernas.

Para conocer el holomorfo en su dimensión temporal nos debemos surtir de la embriología del animal o de la planta; de esa inclusión surge la sistemática. Cuando Haeckel (1875) dijo que la ontogenia repite la filogenia, dio una interpretación evolutiva, que es la base del pensamiento sistemático, puesto que permitió hacer inferencias por propinuidad de ascendencia.

Los datos fisiológicos también están ausentes del museo a pesar de ser importantes en las decisiones inseguras. Sin embargo, son datos que pueden surgir por convergencias y no por propinuidad genética. Hay un sentir que subsiste, que la semejanza fisiológica se debe considerar analógica y por lo tanto inconveniente para la clasificación. Esto puede ser cuando se utilizan características fisiológicas complejas. Conviene recordar a quienes desprecian los datos fisiológicos que la función fisiológica y la estructura anatómica deben poseer correlatos cuyo origen puede y debe estar en la parentela que la propinuidad por ascendencia enmascara.

La fisiología que surge de la bioquímica comparada es muy promisoría para la taxonomía. Las reacciones antígeno - anticuerpo, que con la serología sistemática ha dado soluciones a problemas de filogenia, puede ser una buena herramienta, comple-

mentaria a la taxonomía. Los trabajos taxonómicos que se han complementado con análisis de electrofóresis comparada han dado resultados esclarecedores en las especies crípticas de *Drosophila* (Richardson, Ellison y Averhoff, 1982). Los trabajos con enzimas (Kaplan *et al.*, 1960) han servido también.

Los datos relacionantes son particularmente provechosos en la taxonomía moderna. Las relaciones son entre poblaciones, subespecies y especies y las que existen entre las especies y sus ambientes locales o con las distribuciones geográficas que habitualmente muestran (Patterson y Stone, 1952). Todas las características, sean morfológicas, fisiológicas, genéticas o ecológicas, que sirvan para señalar diferencias consistentes deben ser utilizadas por la taxonomía moderna en su afán sistemático de relacionar y de clasificar.

Las evidencias que provienen de la ecología también son útiles a la taxonomía. La presencia de una especie en un hábitculo excluye la presencia de otra, o la utilización de un micro-ambiente en el ámbito trófico por parte de una especie usualmente excluye otras. Estos son datos precisos que pueden servir al taxónomo, sea en especies polífagas o en especies monófagas. Los criterios etológicos pueden hacer precisar la diferencia entre una y otra especie de un mismo bloque, aunque pueda haber convergencia. Puede existir semejanza ecológica pero diferencia filogenética entre los grupos convergentes.

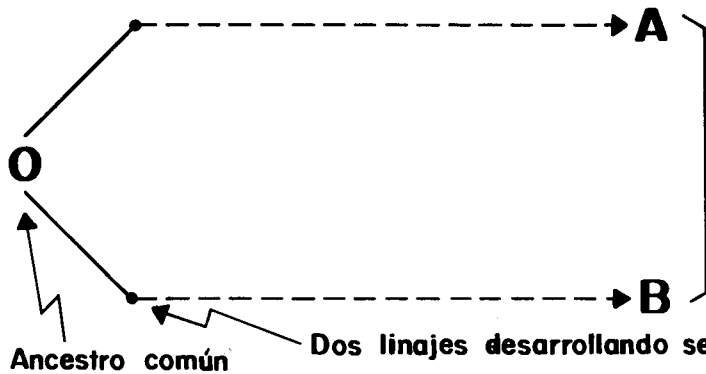
En los casos parásito-huésped hay mucha relación específica. A veces la evolución de un parásito está precisamente correlacionada con la evolución de su huésped, por lo menos a nivel de género, y esta relación puede servir como guía diagnóstica para su clasificación (Vanzolini y Guimaraes, 1955 y otros).

Finalmente, una de las evidencias de campo que han forjado la separación entre la taxonomía neoevolutiva ha sido el reconocimiento de que los individuos hacen parte de poblaciones y de que son entidades estadísticas y no tipos o prototipos de nada. Este cambio en criterio ha producido una verdadera revolución en el muestreo de las poblaciones que pretendan representar las especies y un definitivo alejamiento de la mentalidad aristotélica del tipo tan presente en la taxonomía Lineana.

SIMILITUD HOMOLOGICA

Dado que existen varios orígenes en la similitud y que sólo uno de ellos proviene de la propinuidad por ascendencia, conviene antes que nada adoptar claras definiciones para cada una de ellas.

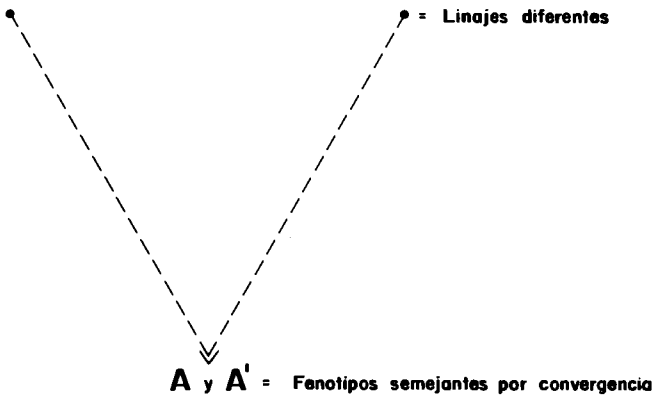
1. La homología es la semejanza debida a parentela genética que surge por compartir ancestros.
2. La homoplasia es la semejanza que no viene por



La semejanza entre A y B no se puede atribuir al ancestro remoto sino al paralelismo !

herencia de ancestros comunes. En la homoplasia se incluyen todas las otras semejanzas, las que surgen por paralelismo, por convergencia, por analogía, por mimetismo o por puro caso.

3. El paralelismo es el desarrollo de caracteres semejantes separadamente en dos o más linajes de origen común, que son proyectados al futuro por las características de ese ancestro común.
4. La convergencia es el desarrollo de fenotipos semejantes separadamente en dos o más linajes sin ancestro común como resultado de una adaptación semejante a una situación ecológica semejante.



5. La analogía es la semejanza funcional que no se relaciona con un ancestro común.
6. La semejanza por mimetismo es una "astucia" adaptativa que no se relaciona con el tener un ancestro en común. La forma mimética asemeja a un modelo dentro de su comunidad.
7. La semejanza casual es la que surge en taxa separadamente y por causas independientes sin ninguna relación causal provocada en la misma semejanza.

CARACTERES PRIMITIVOS Y ESPECIALIZADOS

Ya se ha advertido que las decisiones en la interpretación evolutiva de los datos taxonómicos no pueden limitarse a las características en común que se encuentren entre los holomorfos, sino que también hay que evaluar la interpretación que las secuencias merecen. No hay problemas en la interpretación de las secuencias que muestren los fósiles

que tienen evidente propinquidad y comprobada o inferida parentela genética, puesto que la misma dimensión temporal aclara la interpretación de la serie dentro del taxón. La interpretación se dificulta cuando se tiene una serie o series de animales contemporáneos sin una dimensión temporal. Darwin (según Simpson, 1962) en 1859 escribió sobre la dificultad de no considerar los crustáceos en una sola clase (articulata entonces) a pesar de no tener características en común entre sí, pero por otra parte, formando una secuencia de similitudes en las que hay en un extremo de la serie un tipo reconocible como tal y en el otro extremo otro, también reconocible como perteneciente a la secuencia.

Desde los años cincuenta se ha venido considerando la existencia de conjuntos de atributos, propiedades que se presentan en un agregado de especies o taxón. A este conjunto se ha llamado agregado politípico porque:

1. Cada individuo tiene un conjunto indeterminado de propiedades que ocurren en el agregado como un todo.
2. Y cada propiedad está presente en un gran número de individuos.

Y en comparación con los otros individuos de otros taxa que no tiene propiedades del agregado. Aquí se trata de tener propiedades que pertenezcan a una cadena de semejanzas en serie, a pesar de no poseer características "diagnósticas en común" que puedan pertenecer a arquetipos en abstracto. Sin embargo, este agregado politípico no excluye el poseer, además, características en común entre los miembros del taxón o que la definición del taxón pueda entrar en el marco señalado por las características en común. Simpson (l. c., 1962) presenta el siguiente ejemplo:

T _{js}	1	2	3	4	5	6	7
Propiedades de cada individuo T _j	a	b	c	d	e	f	g
	b	c	d	e	f	g	h
	c	d	e	f	g	h	i

En este agregado politípico hay una gran unión de conjunto porque cada individuo T_j posee una mayoría de propiedades que se encuentran en el individuo de la secuencia que le sigue, a pesar de que cada individuo posee una pequeña porción del conjunto total de propiedades (= abc... i) y cada

propiedad es poseída por un número limitado y minoritario de individuos.

En la discusión de Simpson (l. c., 1962) se asume que las características que tienen en común los miembros de una secuencia sean homólogos. Esto implica que cualquier par de la secuencia tenga un ancestro en común, o sea que comparta mucho genomio en común por lo cual sea válido considerarlo como un taxón filogenéticamente unido. Con esto se pretende que si las homologías internas en la secuencia se establecen correctamente se puede inevitablemente concluir la relación filogenética aunque (y a pesar de) no haya caracteres en común y aún cuando no se conozca el ancestro común que inevitablemente los une. Aunque no sea indispensable, de todas maneras conviene saber cuál es el ancestro porque es deseable en un determinado momento saber algo sobre los linajes a otros taxa que puedan haber salido del ancestro común pero asimismo haber evolucionado con otro conjunto de propiedades. Por ejemplo, supongamos poseer un agregado de propiedades. Por ejemplo, supongamos poseer un agregado politípico (no es imposible que exista) con todas las homologías internas indispensables para concluir la relación filogenética entre los individuos poseedores de las series que van desde la Raquitoma hasta la Esterospondila de los Labirintodontes del Carbonífero y que encontramos en un período posterior al Missisipiano una secuencia de vértebras intermedias con más pleurocentro que la Raquitoma considerada arquetípica pero menos que la Esterospondila? Lo lógico sería buscar el ancestro común de las tres series para justificar por inferencia a cuál nuevo agregado pertenecería la nueva secuencia y cuál su proveniencia sin tener que recurrir a una explicación por fuera de los anfibios. Si el ancestro común de los tres agregados tuviera más pleurocentro que la Raquitoma podríamos concluir que este tipo de vértebra tiene más posibilidades de ser la más primitiva en una estructura ósea más antigua que la Crossoptéridica. Entonces se justificaría buscar un ancestro más antiguo que el conocido Crossopterigio o en su defecto postular una masiva extinción que dejó sin explicación plausible ese origen.

LA SEPARACION ECOLOGICA Y ESPACIAL.

Con base en las argumentaciones que proponen la subespeciación alopátrica y la especiación de "tipos" parecidos separados por barreras geográficas, podríamos llegar a la conclusión de que hay por lo menos dos tipos de especiación. La una, resultante de la separación ecogeográfica que en algunas plantas puede dar lugar a diferenciaciones específicas definibles; la otra especiación sería la que proviene de la separación reproductiva entre grupos lo suficientemente diferenciados, que ya en este plano no pueden cruzarse. Sin embargo, habría un tercer tipo, el cual no se puede sujetar ni a un concepto basado completamente en la separación espacial como principio filosófico motivador principal del proceso de diversificación, ni al concepto que exige

la necesidad del aislamiento reproductivo como indispensable para la formación de dos especies de una. En ese tercer tipo están aquellos ejemplos de poblaciones simpátricas que casi nunca forman híbridos en la naturaleza debido a la dedicación y preferencias ecológicas que cada uno tiene en su distribución, pero que sin embargo en el laboratorio producen híbridos vigorosos y fértiles (Dobzhansky, 1941). No obstante, esos casos a menudo son considerados especies diferentes aunque obviamente no merecen ese status taxonómico. Entre los tres tipos conceptuales aparecen todos aquellos que la simple separación espacial ha diferenciado. Stebbins (1950) hace hincapié en la situación presente en el género *Platanus*. En USA hay dos especies *P. occidentalis* y *P. orientalis* cuyas diferencias morfológicas, sea en características vegetativas o en sexuales, son lo suficientemente pronunciadas como para considerarlas separadas. Sin embargo, y aquí la analogía con el ejemplo de Dobzhansky ya tratado, los híbridos entre ellos son perfectamente vigorosos y con una meiosis normal (Sax, 1935). El híbrido entre ellos también recibe categoría específica como *P. acerifolia*. Es obvio que *P. orientalis* y *P. occidentalis* no están separadas simplemente por la distancia sino que también están diferenciadas por preferencias ecológicas especiales en sus distribuciones naturales. Los climas de la zona oriental de USA son tan diferentes a los de la zona oriental del Mediterráneo, en donde esas dos especies de *Platanus* viven, que los individuos que viven en un área no crecen naturalmente en la otra. Según Huxley, los individuos que resultan de ese tipo de especiación son diferentes en las características afectadas por la diferenciación a los que resultan de una especiación geográfica o genética. Huxley dice, por ejemplo, que en la diferenciación ecológica el más importante factor promotor de diversificación es la especialización funcional (Huxley, 1963 p. 154), que puede provocar la discontinuidad biológica aun en la misma área geográfica. En cambio, continúa Huxley, la diferenciación genética es una respuesta a una alteración en la maquinaria responsable por la herencia. Alteraciones de ese tipo producen casi automáticamente prohibición de cruzamientos o hacen infértil o parcialmente infértil a los híbridos que se produzcan entre los grupos alterados (l. c., Huxley, 1963).

Sin embargo, si existen diferentes clases de especiación como propone Huxley, de todas maneras las otras formas de especiación (la ecológica, la geográfica) tendrían un carácter temporal mientras no se produjera eliminación del aislamiento ecológico o espacial. Una vez levantado este aislamiento, las categorías llamadas hoy especies regresarían a ser subespecies de una especie más grande, porque la discontinuidad no habría llegado hasta la separación reproductiva quedándose en el fenotipo superficial resultado de la adaptación local. Se podría argumentar que la eliminación del aislamiento ecogeográfico no es un fenómeno común y que muchas especies se sostienen diferenciadas así por mu-

cho tiempo hasta que se produzca el aislamiento que los constituya en unidades biológicas separadas. En este caso la especiación se habrá completado, no antes, sino cuando se haya producido el aislamiento sexual.

Las llamadas especies geográficas tienden a poseer adaptaciones a los componentes del ecosistema geográfico en donde se han ubicado. Sin embargo, cuando se trata de animales con mucha movilidad y amplio margen de adaptabilidad (e. g., *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, etc.), sujetos a hábitos migracionales extensos, o cuando se trata de plantas con polinización al aire que pueden viajar grandes distancias, los primeros tentativos de especiación geográfica no pueden cumplir sus objetivos de separación total. Por esto las especies que presenta Stebbins (1951) *Catalpa ovata* y *Catalpa bignonioides*, la una en China y la otra en U.S.A no pueden completar su separación, como lo demuestra Smith (1941) según el mismo Stebbins.

Los zorros de Europa y América una vez fueron considerados como especies diferentes, sin embargo, hoy se tiende a considerarlos como subespecies que se han adaptado a grandes zonas territoriales y cuya extensión, debido a sus hábitos migracionales, es grande. Así ha sucedido con muchos otros animales. En otros casos mejor estudiados, como dijimos antes, se han descubierto formas coloreadas que pertenecen a un polimorfismo que varía geográficamente. En la ardilla europea (*Sciurus vulgaris*) se conocen los colores negros y rojos con ubicación restringida en su área de distribución. En pájaros (Mayr, 1940 y otros, tiene muchos ejemplos) existen también muchos casos de dimorfismo localizable en áreas definidas. En algunas islas se encuentran pájaros de un color, en otras áreas distantes se observan otros colores del mismo polimorfismo en una especie o subespecie.

Entre los pájaros a principios de siglo se reconocían como especies definidas unas 20.000, hoy apenas llegan a 8.600 (Mayr, 1946). Desgraciadamente las otras especies de animales no poseen un Mayr para ordenarlas con un criterio taxonómico realista y moderno. Conste que nosotros hemos recientemente presentado en nuestra teoría démica (Hoenigsberg, 1987a) serias críticas a la teoría sintética, aunque no al oficio de taxónomo como Mayr.

LAS ESPECIES POLITIPICAS: El profundo estudio de Mayr (1946 y otros) nos lleva a considerar el concepto del politipismo en las especies. Cuando las poblaciones de las especies se diferencian marcadamente entre sí sin que por esto tengan una neta separación reproductiva, se llaman subespecies. Cuando una especie aparece homogénea en sus características en toda su extensión geográfica, recibe el nombre de especie monotípica. Cuando esta especie consta de varias subespecies o rasgos se llama politípica, e. g., *Homo sapiens*,

Mus musculus, *Equus caballus*, *Anas boschas*, *Pelicanus onocratulus*, etc., etc. Probablemente una vez se hayan estudiado bien todas las especies se encontrará que la mayoría son politípicas a lo largo de sus distribuciones geográficas.

Lo más característico de la significación filosófica de especies de Ray y de Linneo es que está completamente desprovisto de una perspectiva tanto temporal como espacial. Si como las especies para estos grandes naturalistas eran de proveniencia divina por creación directa, sin pasar por una historia evolutiva, entonces eran conceptuadas como unidades cerradas, totalmente separadas entre sí. Mayr (1949), en una de sus más lúcidas páginas, dice que esas especies estáticas poseen un gran atractivo porque son definibles inequívocamente. En cambio, el concepto moderno de especies multitípicas porque multidimensionales son difícilmente definibles con la precisión que las especies "ideales" permiten (Mayr, Linsley y Usinger, 1953).

Cuando se descubrió la importancia que la reproducción tiene en la perpetuación de las características, pareció natural pensar en la nueva sistemática como autora de las separaciones definitivas entre las unidades biológicas existentes. Al reconocer esa fuente de discontinuidad en el flujo genético entre los grupos diferenciados, aparecieron las poblaciones que se excluyen entre sí en una misma área geográfica y que por eso van a ocupar lugares geográficamente distanciados. Tales son las poblaciones alopátricas. Muchas especies de las que hemos considerado en este artículo están en distintos lugares del mundo, aun cuando tienen obvias relaciones entre sí, o por lo menos con más afinidades entre sí que con otras especies. Estas especies geográficamente separadas pero con relaciones definibles se pueden agrupar como especies alopátricas siempre y cuando se deje abierta la puerta conceptual para aceptar otras formas de especiación, como la démica (l. c., Hoenigsberg, 1987a). Si se estudian las áreas intermedias entre las especies alopátricas se pueden descubrir, como se ha hecho en pájaros (Mayr, 1946) y en *Drosophila paulistorum* (Dobzhansky, 1975) poblaciones intermedias que señalan la presencia de la integración de las especies alopátricas. Apenas se reconoció este hecho quedó obligatoriamente introducida la existencia del politipismo en las especies, puesto que esas "especies alopátricas" son en verdad una bola integrada con múltiples tipos o agregados locales. En nuestra opinión este concepto, hoy bastante difundido entre los taxónomos anglosajones y europeos, debe revisarse y ampliarse.

EL CONCEPTO TIPOLOGICO: El concepto tipológico lo heredamos, en su contenido filosófico, de las filosofías griegas, platónica y aristotélica; más tarde recibieron importantes aportes de la escolástica y lógica Tomística. Así como la verdad, la palabra, la creación y la belleza fueron consideradas como una, inmutable e impercedera, de igual mane-

ra y, como consecuencia natural, cada grupo de individuos o taxón se consideró como formado por una estructura, con una forma invariada y presente en todos los miembros del grupo taxonómico. Ese era el tipo o arquetipo y todos los que pertenecían a ese taxón tenían que poseer características como ese tipo. Las variaciones que se presentaban en las especies eran consideradas "accidentes" sin ninguna importancia taxonómica. El tipo o morfotipo era lo esencial en cada categoría.

Si como todos los individuos de una especie se debían parecer al tipo casi como una gota de agua a otra, entonces en las clasificaciones del material escogido una vez obtenido un tipo todos los demás simplemente se usaban para verificar la "bondad" del parecido entre el espécimen original con el tipo. A menudo se usaba en Museos y Herbarios un solo individuo para el morfotipo y para la nomenclatura. Naturalmente que debido a que un solo individuo-tipo servía para representar la especie todos los demás van en verdad considerados superfluos y a veces un tanto molestos, sobre todo cuando se trataba de sexos diferentes o de estadios diferentes del desarrollo. Debido a la necesidad del tipo absoluto se adoptó el nombre de "holotipo". Dado que en los Herbarios y Museos, hasta hace relativamente poco tiempo, ejemplos del "tipo" se traían como curiosidades paratípicas para confirmar, más bien que para criticar, el modelo del holotipo se prestó a una especie de confusión que rápidamente se sanó con el uso de la palabra "arquetipo", o, en algunos ejemplares de paleontología el "prototipo" para significar que todos los otros paratipos eran accidentes secundarios sin importancia taxonómica (e. g., Zimmermann, 1953; Simpson, 1940, 1962).

Se puede, decir sin temor a equivocarse, que la práctica escolástica tuvo en el gran Carlos Darwin uno de sus seguidores, aunque ya en ese gran precursor se nota un alejamiento de los conceptos básicos del pensamiento tipológico, sin duda por su preocupación evolutiva y por su evidente deseo de mostrarnos el continuo cambiar, en el tiempo, de las especies. Aún hoy en día muchos de los que usan el método estadístico para demostrar afinidades y "ciertas relaciones", aunque presenten el resultado como antitipológico caen en la trampa de lo tipológico, dado que se someten a la medición de desviaciones de modelos esencialmente tipológicos. La más general de las suposiciones de estos modernos taxónomos es que el modelo es inmodificable para que sus conclusiones puedan tener valor deductivo. En algunos laboratorios de morfología de plantas y/o de animales hoy en día en U.S.A, en Europa y naturalmente en Sur América, todavía se encuentran tipólogos escondidos con el ropaje de estadísticos o de filogeneticistas usando banderas como "la cantidad de semejanzas es absoluta indicación de mayor afinidad o parentela filogenética". Esto último es obviamente ilustración de que el arquetipo todavía vive nostálgicamente en la "lógica" taxonómica de nuestros días.

Se podría argüir, como han hecho algunos de mis colegas, que el pensamiento tipológico tiene una "cierta" importancia y utilidad. Sin embargo yo no creo. Me parece que se trata de una cierta tentación hacia la provocante teoría metafísica de que la creación ha elaborado solamente arquetipos perfectos y que lo que la realidad evolutiva en continuo cambio nos presenta no son sino las sombras Platónicas de la "verdad". Por atractivos que esos conceptos aparezcan, deben rechazarse a la luz de la nueva sistemática. Conceptuar que puedan existir modelos estáticos no puede ser de ninguna utilidad para científicos modernos. Por el contrario, puede perjudicar la idea que la luz de la evolución nos enseña, i. e., que las variaciones que encontramos a cada paso no son "accidentes" sino realidades presentes en cada taxón; en efecto, son manifestaciones del mecanismo que crea nuevas especies continuamente. Es importante que los taxónomos estudien la genética, la evolución, la paleontología y la sistemática moderna, y que al hacerlo lean los dos libros más importantes en teoría taxonómica: el de Mayr, Linsley y Usinger (*Methods and Principles of Systematic Zoology*, 1953) y el de Simpson (*Principles of Animal Taxonomy*, 1962). Sin embargo, aun esas lecturas se deben hacer teniendo en cuenta que encierran un peligroso dogmatismo sintético que, si no se conserva una actitud crítica, puede llevar a una esterilización intelectual.

LAMARKISMO y DARWINISMO: Sería una nueva injusticia hacia el francés Lamarck (1744-1829) decir que lo que él nos dejó fue que los caracteres adquiridos se heredan y que con ese mecanismo se transmiten los cambios que dan origen a nuevas especies. Ese es uno de los conceptos que nosotros conocemos popularmente como Lamarkismo, pero no el único. También es Lamarkismo el que los taxa hayan aparecido por evolución y que, por lo tanto, todos tenemos una parentela lejana o vecina en la filogénesis que nos une a un pasado remoto. Lamarck escribió que entre taxa no hay discontinuidades, sino un perfecto y denso continuum, aun entre las líneas filogenéticas que hoy se nos aparecen como diferentes. Las especies de hoy sí son manifestaciones de separaciones netas y profundas, pero que podrán un día ser completamente colmadas cuando se conozcan todas las especies vivas y fósiles que existen o que existieron en el pasado y que unen entre sí a todas las especies.

Mientras Lamarck dejó poco a la taxonomía y no comprendió que las implicaciones más profundas de su filogénesis eran precisamente en la clasificación de plantas y de animales, Darwin sí dejó plenamente establecidas las pautas que los taxónomos modernos siguen en la clasificación animal, por lo menos. En el capítulo XIV del *Origen de las Especies* (edición, The Modern Library, New York) el genio de Darwin construye las bases de la taxonomía. Darwin advierte que los animales clasificados hasta su tiempo han recibido esa particular

ubicación porque las afinidades entre ellos se encargan de agruparlos en especies, géneros, órdenes etc., y dice "... si no me engaño sobre el sistema natural (la clasificación se llamaba así) se funda en el concepto de descendencia con modificaciones; que las características que los naturalistas consideran importantes para mostrar afinidades entre dos o más especies son aquellas que se han heredado de un padre común, dado que toda clasificación válida tiene significado genealógico; entonces la descendencia común es el lazo de unión oculto que los naturalistas (taxónomos) han buscado inconscientemente y no un plan de creación desconocido (como aseguraban los tipologistas de entonces) o la enunciación de esquemas generales, y el simple juntar y desagrupar objetos más o menos semejantes..." (traducción libre).

Me parece que lo más saliente de la nueva sistemática que descubrió Darwin es el lugar que la genealogía ocupa en los puestos que los clasificados deben tener. La escala de valores debe representar las semejanzas naturales, que a su vez son manifestaciones de los grados de parentela que relacionan entre sí a las especies. Por ejemplo, de padres → hijos → primos →... o de primos → hijos → padres, indicando el orden genealógico que las especies hoy en día conservan. Ahora, es posible que algunas con el pasar del tiempo geológico y con el aumentar las modificaciones a lo largo del espacio hayan desfigurado las características que otras, habiendo cambiado menos, muestran como indicadores de herencia en común. En estos casos, el lugar que había podido ocupar en el sistema natural se pierde en virtud no de su "creación especial", sino del hecho fortuito de haberse modificado en tal forma sin dejar traza de su parentela inicial.

Asimismo, puede suceder, como lo explica Darwin, que cada clase tenga en orden una tal serie de relaciones subordinadas que indiquen los grados de las relaciones para que pueda considerarse natural. Sin embargo, la cantidad de diferencias que cada subgrupo posee tiene que ser resultado de los diferentes grados de modificaciones que han tenido, y por lo tanto no tienen por qué ser iguales a pesar de que los subgrupos sean hereditariamente emparentados (ver Fontdevila, 1982 para *Drosophila repleta* de Suramérica). De este descubrimiento se desprende la práctica taxonómica de hoy en día, solamente fue ayudada hoy más que entonces por la genética de poblaciones, la embriología, la anatomía comparada, la fisiología y la paleontología que entonces no existían, o si existían eran muy incipientes, se han podido estudiar más a fondo y descubrir grados de parentela que antes eran desconocidos o simplemente ocultos. Conviene recordar lo que afirmamos unas páginas atrás sobre el aporte de la filogenia del ADN a la distinción homológica y analógica.

LA CLASIFICACION NATURAL: En el capítulo IV en el cual Darwin trata el modelo de actua-

ción de selección natural, el autor presenta un diagrama con el cual explica los grados de divergencia que se presentan una vez se consideran los descendientes de un ancestro común. Primeramente, explica luego en el capítulo XIV, que si consideramos las letras A a L como representantes de géneros que existieron simultáneamente en época silúrica y todas descendientes a su vez de un tronco aún más antiguo; entonces tres letras A, F e I dentro de todos aquellos géneros pueden haber dado origen a especies que habiendo transmitido, por medio de lo que el autor llama descendencia con modificaciones, hasta el día de hoy, como en efecto ocurre, 15 (por ejemplo) géneros de organismos modernos genealógicamente emparentados. Si como todos descienden de una especie hay genes en común que aún hoy acusan la parentela pero en medio de grandes diferencias que pueden y deben ser de grado distinto entre los diferentes géneros con ascendencia común en A, F ó I. Si nos colocamos en un punto de la línea superior del diagrama de Darwin que reproducimos en la figura 1, podemos apreciar, como hizo él, que mientras los taxa que descienden de A son tres familias, los que descienden de I son apenas dos y los que descienden de F uno. Mientras, no sería apropiado colocar a los descendientes de A como pertenecientes al mismo género de A, en cambio los que descienden de F, dado que son muy poco diferentes del F original, si podrían pertenecer al mismo orden de F. En este ejemplo, se pueden apreciar tres conceptos:

- (1) que los descendientes a A a pesar de ser modificados con respecto a A pueden haber mantenido características en común que acusan el origen y el parecido que pueda encontrarse, (2) no todos los grupos taxonómicos que descienden de A llegaron hasta la línea que representa los taxa de hoy, (3) que mientras los descendientes de A produjeron por sus variaciones adaptativas 3 familias, los de F produjeron una y los de I dos familias, lo cual está a indicar que, a pesar del origen común, a su vez pueden ser muy diferentes entre sí en cuanto a futuro evolutivo.

Hay que notar que todos los descendientes muy modificados de A tienen que mudar muchas características en común debido al pariente lejano que tienen en común. Igual se puede y debe asumir para todos los grupos laterales en cada período sucesivo indicado por las líneas horizontales en el diagrama de Darwin. Si consideramos esas subdivisiones laterales notamos cómo en verdad el plano del papel no sea suficiente, lo dice Darwin en su libro, porque las subdivisiones deberían proseguir en todas las direcciones. De todas maneras las afinidades morfológicas que puedan existir entre los grupos deben expresarse en un orden que represente el rango de parentesco y las cantidades de modificaciones que durante el tiempo se hayan producido. Así deben elaborarse los géneros, las subfamilias, las familias, los subórdenes, los órdenes y clases. Hoy en día se sabe por la posición cladista moderna (l. c., Hoenigsberg; 1987a en prensa) que este tema no se agota en Darwin ni mucho menos.

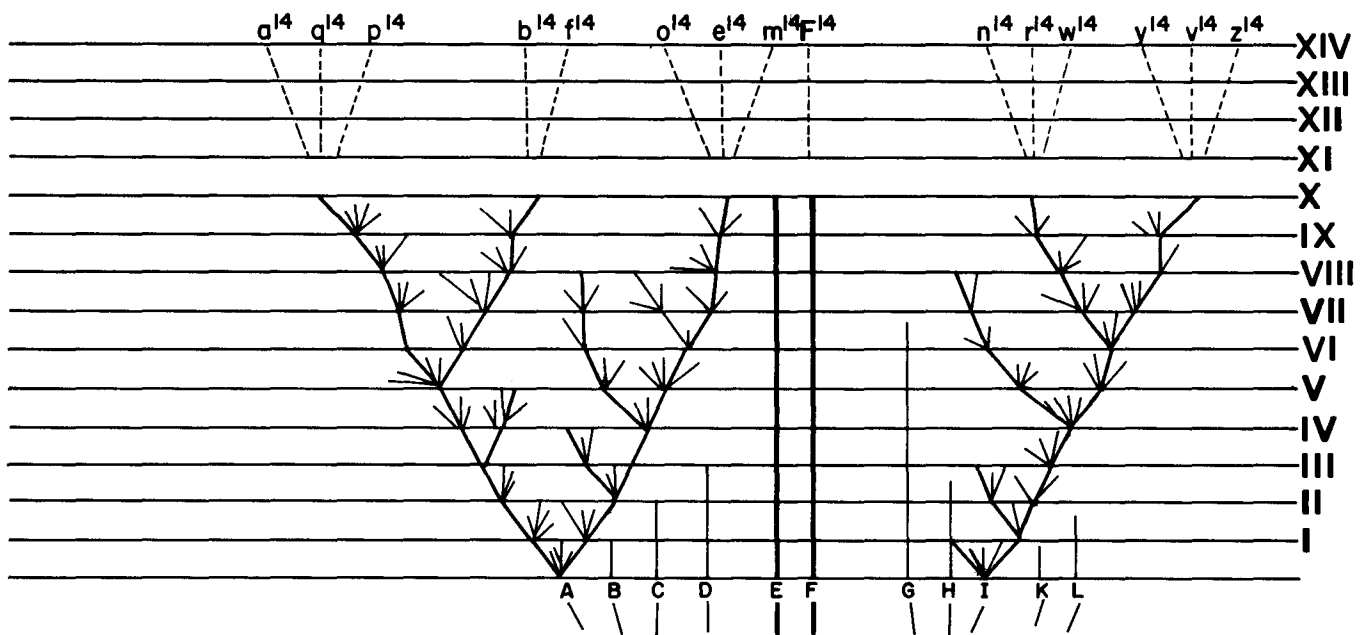


FIGURA 1. Vea explicación en el texto.

Si lo anterior nos dejara poco convencidos sobre la participación que tuvo Darwin en la moderna sistemática sobre la presencia de la filogénesis, creemos que sí lo es en la clasificación a nivel de especies. Por ejemplo, él dice que las variedades presumiblemente descienden de una sola especie, y que luego las subvariedades se agrupan en variedades, etc. Nos advierte, sin embargo, que la naturaleza misma del parentesco hace que una característica se nos presente como poco modificable en una especie mientras que en otra sea una de las más cambiables. Que mientras en una especie se puede usar esa constancia como instrumento clasificatorio, en otras no se puede por ser muy cambiante. Por lo general esto nos lleva a la consideración de la integralidad de un animal en su ecosistema y nos aparta del uso de características con propiedades taxonómicas mágicas como se usaban antes de Darwin. Si como las especies cambian a lo largo del tiempo y del espacio y precisamente en estos metros se adaptan a situaciones que requieren la presencia de modificaciones apropiadas, entonces las características y los valores adaptativos que ellas confieren cambian, según las especies en su contenido taxonómico, i. e., pueden poseer valor diagnóstico en unas, y no tenerlo en otras especies.

La parentela genealógica, i. e., genética, es para Darwin la razón de la clasificación. El nos da ejemplos en los cuales no es la semejanza la que decide al naturalista a colocar individuos en una misma especie, sino su genealogía genética, su parentesco.

Los naturalistas deben, antes de comenzar su tarea de ordenar semejanzas y de clasificar, recordar que ya Darwin había considerado como ridículo el que las formas de orquídeas, *Manachanthus*, *Myanthus* y *Catasetum* fuesen consideradas como géneros diferentes cuando luego se descubrieron como haciendo parte de una sola planta. Sería, como dice el mismo Darwin, dar dignidad de especies diferentes a los estadios de larvas, pupas y adultos de un mismo insecto. Los "casos" diferentes de una población no tienen derecho a ninguna posición taxonómica por ser diferentes, porque lo que nos debe preocupar es el que tengan o no parentela genética. Con esta manera de criticar a la taxonomía que daba prioridad a ciertos atributos (que servían para descubrir el arquetipo) y que no consideraba los "tipos" de características en animales que revelan descendencia común con otros animales del pasado o del presente, Darwin dio sepultura eterna a los sistemas de Linneo y de Cuvier.

Tampoco la cantidad de características usadas simultáneamente en las llaves de clasificación puede ser suficiente criterio para diferenciar lo que es "natural" de lo que no lo es en la clasificación. Porque no es la adición de semejanzas sino la relevancia que tales semejanzas pueden tener con el grado de parentela común entre los individuos que se comparan. Por lo tanto, pueden ser más significativos los atributos que se seleccionen y la interpretación que se les asigna que eventualmente puede dar al sistema de clasificación su naturalidad. Simpson

(1962) dice que “los animales con alas” no pueden equivalerse a los animales con “pelo” porque mientras en unos encontramos muchos que son pájaros en los otros sí están todos los mamíferos. El mayor número de atributos puede, eso sí, aumentar el acercamiento probabilístico al taxón real, porque son más los datos presentes para ayudar al taxonomista en su decisión.

LAS ANALOGIAS Y LAS HOMOLOGIAS: En el Capítulo XIV Darwin dedica una sección a la diferencia entre las analogías o semejanzas y las verdaderas afinidades entre las estructuras de los animales. En efecto, una de las más peligrosas conclusiones para un taxonomista es la de atribuir a “ciertas semejanzas” razones de parentesco, cuando en verdad pueden ser resultado de convergencias funcionales para responder a exigencias adaptativas. Tales situaciones pueden provenir por filogenia paralela, como muy a menudo sucede, y también pueden originarse por mimetismo, el cuál no tiene nada que ver con genealogías en común. El semejar a otro animal o planta siempre posee un significado de ventaja adaptativa para el que imita, cómo escapar predadores o el poder explotar órganos o un individuo usando un modelo propiciatorio.

Las semejanzas entre animales completamente diferentes pueden además ser casuales. Se pueden presentar en taxa muy diferentes por causas muy diversas y sin ninguna relación especial. Darwin nos señala el camino interpretativo de tales semejanzas fortuitas. El nos dice, por ejemplo, dando con casi una interpretación moderna, que tales semejanzas pueden provenir de adaptaciones a condiciones que exijan funciones semejantes, posibles solamente con iguales estructuras anatómicas. Las ballenas, que siendo mamíferos tienen analogías en las aletas con los verdaderos peces.

Sin embargo, el problema de las analogías con la sola morfología es muy complejo. Para descubrir analogías es preciso conocer, como taxonomista, como fisiólogo y como embriólogo, órganos y tejidos a veces necesitando la ayuda de la histología y de la filogenia molecular del ADN entre especies, que revele que las estructuras semejantes no son en verdad homólogas, i. e., que no tienen un origen idéntico debido a un ancestro común. A veces el conocimiento paleontológico es necesario, o por lo menos la opinión de un experto como el Profesor G. G. Simpson es indispensable, sobre todo para las estructuras de las partes duras del animal que han dejado huellas de su pasado en los fósiles y por lo tanto pueden ser comparativamente estudiadas con los animales de hoy. De los datos morfológicos comparativos salió la anatomía comparada y salió con el propósito de descubrir las esotéricas realidades sobre las funciones de muchos órganos. Los órganos que en distintos animales poseen las mismas funciones, si no son cuidadosamente estudiados comparativamente, pueden hacernos creer en una relación genealógica. Muchas veces los anatomistas

han descubierto analogías porque han sospechado, en las muchas otras características diferentes, modos de vida y comportamientos disímiles, la completa lejanía genética entre los animales que comparan. Las mismas funciones del volar, por ejemplo, pueden hacer resaltar las obvias diferencias entre insectos y pájaros. El poder descubrir la identidad antagonica de estructuras muy disímiles es un trabajo fundamental para difundir los principios evolutivos por medio de la anatomía comparada y de la tarea de la afinidad molecular. Las mismas funciones del nadar entre las aletas de la ballena y las de los peces las hacen análogas porque no tienen el mismo origen embriológico; mientras la aleta de la ballena comienza su desarrollo formativo como promontorio en forma de espátula como es para el arto anterior de un caballo, el ala de un pájaro o el brazo de un hombre, con los cuales sí es homóloga, en cambio las aletas de un pescado sí tienen un principio ontogenético distinto y propio. En realidad de una estructura tipo aleta se pasó a la elaboración de los miembros en los vertebrados terrestres y aéreos. Las homologías de húmero, radio, ulna, cárpalos, metacarpalos y falanges entre sapos, gatos, pájaros, hombre, murciélago y ballena son indicación de parentela en la formación de un mismo diseño para el caminar o nadar o volar a pesar de que en unos, por muchas especializaciones, se hayan oscurecido sus orígenes embriológicos comunes. En todos estos animales el diseño fue hecho para construir la pentadactilia, que solamente en los primeros se conservó completa. En el caballo y en el pájaro, el húmero, el radio y el ulna se desarrollaron magníficamente, mientras que, los huesos de la muñeca y de los dedos sufrieron grandes modificaciones. Estos son, todos, ejemplos de homología especial que conviene compararlos con la afinidad homológica de las cintas simples de ADN provenientes de especies bien identificadas (vea la discusión de Gould, 1985).

Además existe la homología serial; la cual nos indica la correspondencia anatómica entre las estructuras de la parte anterior y de la posterior de un mismo cuerpo. El húmero del brazo, por ejemplo, que corresponde al fémur de la pierna, el radio y el ulna del brazo, que corresponden a la tibia fíbula de la pierna, etc., una tercera homología muy importante, también en la anatomía comparada, es la que hay entre escamas, dientes de un tiburón. Esta homología se conoce con el nombre de general.

Las homologías especiales y seriales fueron hechas célebres por el gran T. H. Huxley en los miembros de las langostas y langostinos; las potentes tenazas de una langosta son homólogas en su totalidad a las tenazas de langostinos y de cangrejos (homología especial); mientras que hay además completa correspondencia serial entre las grandes tenazas y todos los otros apéndices usados por la langosta para caminar (homología serial). El diseño generalizado fue un animal como el fósil de un

trilobita, con muchos segmentos cada uno con su par de apéndices básicamente como las patas de una langosta de hoy.

También fue muy importante para la teoría sobre el origen de las especies y para la determinación de la promiscuidad de las especies en su sistema natural de clasificación la identificación de las estructuras vestigiales. Darwin fue el primero en reconocer que la presencia de estructuras que una vez existieron y que hoy ya no existen, son indicación de que en otros animales existieron funcionando probablemente en situaciones adaptativas muy diferentes a las presentes. Además, él mismo dice que si a estos datos sobre las reliquias anatómicas se añade el sinnúmero de complejas estructuras o simples tejidos que reaparecen en la ontogénesis de los animales, tenemos un cuerpo importante de evidencia que de por sí habla en favor de la parentela genética que une a todos los animales.

LAS ESPECIES: Es suficiente con hojear un libro cualquiera de zoología o de botánica para darse cuenta de la importancia trascendental que tiene el concepto de especies entre los naturalistas de ayer, de hoy y de siempre, quizás. ¿Por qué esta importancia a la última de las categorías taxonómicas? Yo creo que la importancia que el concepto de especies siempre ha tenido consiste en el simple hecho de ser el nombre con que se reconocen los tipos de plantas y de animales. Sin estos nombres no sería posible siquiera hablar universalmente sobre los animales y las plantas que se usan en la experimentación científica. Es preciso entenderse para poder comunicar a los demás nuestras experiencias. Las especies son como el verbo de una frase; con esos nombres se enciende el motor de la comunicación científica. Por esa importancia que tiene la especie se exige que su uso sea correcto y además que sea significativo de la posición jerárquica que tienen las poblaciones que se entrecruzan.

Antes habíamos presentado algunas críticas que siempre se han hecho a ciertas definiciones que se han dado al término especies. Algunos taxónomos han querido agrupar en ellas a los tipos morfológicamente distinguibles, otros, aquellos con una visión más amplia y con conocimientos de la genética y de paleontología, han rechazado ese hábito al que generalmente consideran como nocivo para la colocación de los animales o de las plantas dentro del más amplio concepto evolutivo.

No es que la clasificación basada en los aspectos caracterizadores externos no pueda ser a veces buena guía para relacionar filogenéticamente a algunos animales cuyas separaciones geográficas van acompañadas por discontinuidad genética y por diferencias morfológicas que se han acumulado a lo largo del tiempo, sino que desgraciadamente esto no siempre es así. Por el contrario, muy a menudo, e.g., en las especies sinmórficas (sibling en inglés), se produce discontinuidad que está indican-

do la presencia de una unidad genética autosuficiente y cerrada a otras y no se produce al nivel del fenotipo las modificaciones que señalan al taxónomo-morfológico la presencia de esa nueva unidad. También a menudo se presenta el caso en que las posiciones que ocupan las poblaciones o razas de una especie politípica como la nuestra, son de tal naturaleza adaptativa y/o representativa de la distribución geográfica que pueden hasta presentar en el fenotipo cambios morfológicos convenientes y adaptativos y, por lo tanto, necesitados por lo circunstancial del oportunismo de selección natural que presentan los susodichos cambios sin que entre las subespecies se haya creado barrera etológica o reproductiva. En páginas anteriores y en este mismo artículo hemos dicho cómo pueden considerarse morfos de una especie polimórfica, cuando estos son muy impresionantes, como especies diferentes cuando sólo se usa el estrecho criterio del parecido exterior sin profundizar sobre la afinidad genética que pueda existir entre las "especies" discutidas y discutibles. Por el sólo parecido no pueden comprenderse a las especies como unidades naturales en medio de la siempre cambiante corriente de la evolución. Las exigencias del continuo cambiar provocan diferencias tanto en el espacio como en el tiempo. El simple parecido de un individuo a otro deteriora el reconocimiento indispensable de la variabilidad siempre presente y siempre fluctuante en todos los ecosistemas.

Todo lo anterior no quiere decir que no pueda haber diferentes maneras de llegar a conformar una especie, como nos dice Huxley (1963). En algunos casos la separación entre los subgrupos puede ser geográfica, en otros puede ser fisiológica, subespecies geográficamente separadas naturalmente tenderán a acumular separadamente sin poder ensayar conjuntamente los genes nuevos o las nuevas composiciones genotípicas y por lo tanto se separan morfológicamente hasta cuando la barrera sea lo suficientemente profunda como para impedir que los cruces eventuales produzcan progenie viable o fértil. Las subespecies se constituirán en especies con el tiempo. Igual podría suceder cuando lo que separa a los subgrupos es un impedimento mecánico, ecológico o fisiológico. Sin embargo, en todos los casos hay un factor limitante. Se habla de especies nuevas cuando se ha producido la discontinuidad genética, cuando ya no se puede regresar a la subespecie, cuando el camino escogido lleva, conduce, a otro destino evolutivo.

Mientras los miembros de una especie compar- ten un mismo destino evolutivo, los miembros de especies diferentes no. Lo que hace posible este hecho es el intercambio de genes entre los miembros de una misma especie aunque por migración no siempre se puede asegurar mucha cohesión (l. c., Hoenigsberg, 1987). En el concepto genético y filogenético de especies es posible hacer hincapié en ese mismo objetivo evolutivo porque los miembros que se intercambian genes hacen parte de una mis-

ma historia evolutiva con un mismo pasado y con un futuro previsible, mientras dura la pertenencia a la especie. Los individuos de una misma comunidad mendeliana son los mismos miembros de una especie que posee un patrimonio común. La unidad defiende ese patrimonio. Esa defensa se manifiesta especialmente cuando las poblaciones impiden, por medio de variados sistemas, que se hagan sentir los estragos de ciertos tipos de selección que sacrifica extremos con el fin de concentrarse más cerca alrededor del promedio de una dada característica. Los estragos por selección son tenazmente evitados por la unidad poblacional que presiente, por decirlo así, el daño que puede hacerse a la cohesión del grupo local.

Hasta ahora hemos presentado los aportes del darwinismo; por una parte al cambio que sufren las especies, y por otra, al sistema mismo que organiza, clasifica dichos cambios. Sin embargo, el darwinismo, como toda teoría, está en pleno cambio. Nosotros mismos en lo que sigue proponemos algunos. Estas son críticas al cómo podría darse especiación por fuera del paradigma gradualista del darwinismo, pero no tocan al agente causal de cambio adaptativo más importante, selección natural.

LA METAFISICA DEL NEO-DARWINISMO

La teoría darwinista comienza con el postulado de que la evolución es el resultado de la "supervivencia del más apto", o sea de selección natural. Pero la frase anterior es equivalente a decir que la selección natural resulta del cambio producido por "el que sobrevive porque él es quien sobrevive". Lo cual es tautológico y con un argumento tautológico no se puede construir una teoría, aunque sí se puede iniciar una investigación. En lo que sigue trataré de dar una definición un tanto diferente, en la cual no espero evitar supuestos que, admitámoslo permiten la presencia metafísica en la más grande pregunta que se ha formulado la biología.

Antes de reformularnos la pregunta sobre la actuación de selección natural conviene recordar que la teoría de Darwin es posible solamente con genes que mendelizan, puesto que con ellos se producen las variaciones discretas y dan lugar a un sistema hereditario de cambios graduales y la producción de nuevas variaciones por mutación. El gran avance que la genética mendeliana ha conseguido en la comprensión de la evolución de las especies y de la taxonomía evolutiva es innegable. El darwinismo requiere de una genética en la cual la relación directa gen-fenotipo sea posible y su paradigma obliga a aceptar que las variantes alternativas puedan reflejarse en la topografía paisajística de Sewall Wright en la adaptabilidad al ambiente natural. Sin embargo, la selección actúa sobre los fenotipos y entre fenotipo y genotipo hay muchos pasos. Además, la genética ya no es mendeliana sino interactuante, epigenética, ontogenética, con

efectos múltiples condicionados por el ambiente en el que actúan los genotipos de una población y sus actuaciones epistáticas y pleiotrópicas pueden comprometer a todo el genoma a pesar de que no exista sino un estímulo simple del ambiente. La selección natural darwinista es un mecanismo que supone que siempre se presente una respuesta positiva o por lo menos direccional a la presión producida por el "idóneo". Nunca toma en consideración que hayan límites a la selección. La genética moderna descubrió tales límites y tiene una explicación mecanística que puede ser invocada para dar cuenta de los límites. Cuando se aplica selección artificial para incrementar la fecundidad en *Drosophila willistoni*, y probablemente en cualquier especie, puede hasta no haber respuesta positiva por varias razones. Además, es un hecho bien conocido que la selección no conduce en la práctica a un incremento continuo, por ejemplo en el número de huevos producidos por hembra. Los agricultores saben que pueden lograr progreso momentáneo en la productividad de semillas en programas especiales de selección artificial, pero luego ese progreso se frena, quedando estabilizados los sucesivos incrementos (Falconer y King, 1953; Falconer, 1960). Estos apuntes nos señalan que la teoría darwinista por selección podría funcionar dentro de una teoría wissmanista, es decir en una teoría según la cual los cambios ocurridos en el material hereditario son independientes de los cambios ocurridos en el "soma". Lo cual puede ser cierto, hasta un cierto punto, pero no quiere decir que el ambiente no pueda modificar las frecuencias de los genes y por lo tanto infligir cambios evolutivos sin tocar la naturaleza individual del genotipo mendeliano.

LIMITES DEL EFECTO SELECTIVO

A pesar de la selección continuada, pueden frenarse los logros por varios motivos:

1. Porque se haya agotado la variabilidad genética aditiva y no se presenten dispersiones (varianza) quedando sólo los individuos que producen el promedio anterior en vista de que los individuos sean genéticamente idénticos por lo que concierne el carácter seleccionado. A esta situación de homocigotismo en el locus se puede llegar por endocruza o porque la selección haya actuado efectiva y continuamente durante un considerable número de generaciones.
2. Porque la selección haya producido equilibrio genético debido a la escogencia de heterocigotos como los más aptos.
3. Porque un efecto desconocido de arrastre fisiológico conduzca al resultado selectivo contrario actuando en otra fase del desarrollo. La nutrición puede afectar los resultados de la selección.

4. Pueden haber efectos fisiológicos intrínsecos que limiten la selección y a los cuales no hayan logrado llegar las mutaciones al azar. Por ejemplo, el estado físico-químico del citoplasma puede variar en sentido adverso al progreso de la selección porque en ciertas condiciones las zonas de lectura queden oscurecidas o porque el sistema de reparación no pueda hacer su trabajo.
5. La estructura genética de una población que reduce sensiblemente su número puede conducir a depender de la deriva estadística por un cierto número de generaciones. Durante este tiempo los efectos de la selección se verían seriamente limitados o cancelados.
6. La distribución de los grupos de una población puede obligar a "sacrificar" el progreso selectivo de un locus en aras de otros logros más convenientemente oportunos para el fenotipo. Entre los limitantes quizá el más famoso ejemplo a los logros de la selección es el de Wynne-Edwards (1962).

En este ejemplo las aves presumiblemente han desarrollado un mecanismo conductual que les permite distinguir cuando hay altas densidades y en consecuencia abandonar sus apareamientos. En esta forma la bandada puede controlar su población y como resultado secundario mantener siempre suficiente alimento para todos. Lo que se observó fué que no todos los individuos se aparean y que a medida que aumenta el número de individuos la fracción de los que se aparean se reduce. Presumiblemente cada individuo puede percibir el tamaño de la población local y predisponer al apareamiento según un mecanismo fisiológico que le bloquearía o no sus centros motores de conducta sexual. La reacción típicamente neo-darwinista a este trabajo de Wynne-Edwards sería que los pájaros con poca predisposición copulatoria en la situación de alta densidad no transmitirían sus genes y por lo tanto esas características de percepción disminuirían mientras que los poco perceptivos y sensitivos hacia la conducta social de control poblacional dejarían más progenie y por lo tanto transmitirían esa característica antisocial. De esta manera al cabo de algunas generaciones se establecería una tendencia grande al apareamiento, no importa cuán densa sea la población. Con esta respuesta neodarwinista se hace hincapié en que la transmisión hereditaria es individual y nunca a través de la bandada o grupo. El grupo no desempeñaría ningún papel causativo de tales procesos. Dejando por fuera de la discusión el hecho de que haya o nó en otras especies no-humanas la capacidad de concebir abstracciones tales como "el conjunto grupo" que les permita acceder a una evolución de altruismo por este camino, nos permitimos concentrarnos en que los postulados neodarwinistas, como los que rechazan la interpretación de Wynne-Edwards, involucran una serie de supuestos metafísicos que quizá convenga analizar (vea Maynard Smith, 1986).

Estos supuestos son:

1. Que los cambios en el fenotipo (en este caso comportamental) son resultado directo del código genético y que no se pueden dar cambios fénóticos que no puedan tener un disparador causal que no venga del genotipo.
2. Que los cambios en el genotipo están fortuitamente relacionados con las experiencias cambiantes del fenotipo. Lo que se supone con estas dos aseveraciones es que aquellos cambios fenotípicos que no son originados en el genoma tienen una relación completamente fortuita con la transmisión de las características hereditarias. Con lo anterior obviamente se asume que tales cambios no puedan ser jamás transmitidos.

Los supuestos metafísicos antes señalados solamente admiten relaciones fortuitas sujetas a una aleatoriedad absoluta (desorden total) entre genotipos y fenotipos. Supongamos que haya una cierta aleatoriedad relativa que permita que el genoma de la agrupación genética del grupo pueda relacionarse con el ambiente global aunque sigue lo fortuito en lo individual. Un individuo macho puede condicionar su emparejamiento según la cantidad de machos como él en el grupo porque la energía para cortejar provenga de un desencadenamiento de energía agónica que provenga por la lucha con los otros machos. Su propio genotipo puede ser igual o diferente al de los otros genotipos machos pero su posibilidad de cortejar y de dejar progenie emana de las relaciones de vecindad con los otros que le han permitido acumular menos energía disponible para la cópula. Este hecho no fortuito produce necesariamente una "dispersión" en la conducta copulatoria en tal forma que el número de tales machos pueda conducir a un mecanismo de retroalimentación negativa que conduzca al control poblacional.

LA PROBABILIDAD

La distribución anterior, con un rango de aleatoriedad relativa, permitiría emplear la teoría de probabilidad para describir la dispersión de los valores conductuales. Las probabilidades también asumen aleatoriedad total, desorden, anarquía movimiento casuístico, errático etc., en las variaciones y fluctuaciones del comportamiento de los individuos responsables por la dispersión. Decimos que las probabilidades están también sujetas a una suposición que no tiene por qué darse siempre. Lo cual nos permite concebir límites en el grado y tipos de arbitrariedades de ese comportamiento que pueden provocar cambios radicales en el significado neto. Por ejemplo, ahora podemos concebir que la actuación del grupo surja de unas características hereditarias que son propiedad del grupo sin que sean deducibles de las propiedades genéticas del individuo aislado. Entonces la selección puede

hacer responder al grupo a pesar de la limitación neo-darwinista que ya advertimos. Lo que conduce a esta última definición reside en el hecho de que la conducta momentáneamente exhibida por cada individuo depende de una manera fortuita del medio ambiente integral y éste último puede incluir al grupo. El controlarse en sus apareamientos puede producir economía de alimentos en el espacio ocupado. Dado que todos los individuos poseen la misma constitución genética para esa conducta, aquellos que se apareen no tienen por qué propagar a su descendencia ninguna tendencia en particular mayor que la que poseen los que se inhiben.

Se podrá ahora decir que lo que deseamos es simplemente criticar la teoría, pero, como se puede ver en la primera parte de este trabajo, estamos muy de acuerdo en decir que la teoría neo-darwinista ha permitido importantes avances y clasificaciones sobre la evolución pero que si queremos una mayor penetración en nuevas fronteras hasta ahora cerradas debemos abrir la maraña metafísica que sus supuestos encarnan.

APORTES PIONEROS

Los más importantes aportes al neodarwinismo tienen nombres propios: Haldane, Fisher, Chetverikov, Huxley, Wright, Mayr, Dobzhansky, Muller, Simpson y otros. Los que pusieron las bases para la construcción del importante y sólido edificio fueron Haldane, Fisher y Wright. Los que dieron las municiones experimentales fueron Mayr, Dobzhansky, Chetverikov, Timoffeef Resovsky y Simpson. Son los cuadros lógicos los que más recibirán, en el artículo presente, críticas porque creemos que a partir de estos teoremas y ecuaciones construidas para un sistema neodarwinista en el vacío, sin fricciones, sin hurtos, sin fluctuaciones, en fin, por fuera de los flujos y reflujos de la naturaleza es como se ha podido ensamblar una elegante matemática-genética-evolutiva. Algunas de las posiciones en defensa del neo-darwinismo se escudan en el postulado poperiano de la refutabilidad como máxima virtud, afirmando que se tendría una refutación a la teoría si se "demostrase que los supuestos establecidos por el neo-darwinismo no son ciertos para todos los organismos". Pues bien, ha sido ya probada la existencia de varias clases de herencias no mendelianas en las que los loci no mendelizan, como los episomas en las bacterias, los genes saltarines de los elementos transponibles, que en procariotes surgen desde que en 1966 se descubren nuevos tipos de mutaciones polarizadas (vea Malamy, 1966; Jordan, Saedler y Starlinger, 1967; Adhya y Shapiro, 1969, etc.) y de inserciones (Jordan, Saedler y Starlinger, 1968; Shapiro, 1969; Malamy, 1970; etc.), genética de cloroplastos y de mitocondrias y otros tipos más de genéticas no cromosómicas tales como los de Sager. Se trata de entender que la genética transponible implica la aparición de un pedazo de longitud definida de

ADN en medio de una secuencia anteriormente desconocida que puede desempeñar una gran variedad de propiedades que relacionan el genoma tradicional con el ambiente:

- pueden soldar moléculas no relacionadas de ADN,
- pueden mediar en la formación de deleciones y de inversiones en la vecindad de IS,
- pueden cortarse y transferirse a otros lugares del genoma poblacional,
- pueden contener iniciadores transcripcionales y señales de freno (vean las revisiones de Cohen, 1976; Starlinger y Saedler, 1976; Kleckner, 1977 y 1981; Nevers y Saedler, 1977 y una monografía de Bukhari, Shapiro y Adhya, 1977a, Calos y Miller, 1980).

Algunas transferencias bacterianas o de herencia transponible podrían ser interpretadas como ejemplos de fenómenos lamarkianos. Las uniones no-homólogas en un mismo cromosoma pueden producir duplicidad de un locus que haría posible la evolución de un dímero proteico con dos cadenas polipeptídicas relacionadas. Sin embargo parecería como si el cuerpo principal de la teoría neo-darwinista no quedara ni afectado ni apreciablemente, debilitado, aunque sí tenga que abandonarse la afirmación de sus entusiastas defensores (como Ayala y Maynard-Smith) de que el neo-darwinismo es la única y suficiente explicación de todos los fenómenos evolutivos. Aquí de lo que se trata en realidad es de una crítica al mendelismo y al weismannismo y no al aporte que el neo-darwinismo hace al mendelismo. Quizá convenga aclarar que en uno de los aportes al neo-darwinismo con sus reflexiones lógicas, Haldane, escribió en la introducción para un libro "Las causas de la evolución", publicado en 1932, "El darwinismo ha muerto. ¡Ni un sólo sermón!", sin embargo, el mismo autor, más adelante, hace un cambio apologético cuando escribe que "... a pesar de las críticas hechas más arriba, las cuales son perfectamente válidas, la selección natural es una importante causa de evolución".

PARADIGMA EVOLUTIVO NEO-DARWINISTA

El paradigma se puede considerar descrito en la siguiente frase de Haldane (pp. 180, 181 de Haldane, 1932): "bajo condiciones de apareamiento al azar, una población compuesta por los tres genotipos AA, Aa, aa en la proporción $u^2 : 2u : 1$ es estable en ausencia de selección; y cualquier grupo alcanza este equilibrio estable después de una sola generación de apareamientos al azar... Pero después de la selección, la población $u^2_n AA : 2u_n Aa : 1aa$ queda reducida a $u^2_n AA : 2u_n Aa : (1-k) aa$ ". Las simplificaciones implícitas y bien conocidas fueron:

1. El sistema implica un equilibrio en el que la frecuencia de un gen recesivo selectivamente desfavorable es reducida a cero, o simplemente al valor en que la mantiene la mutación recurrente.

te. El paradigma supone, pero no hay datos factuales sino concesiones metafísicas, que las condiciones iniciales no corresponden a un estado de equilibrio.

El paradigma que no explica por qué sea razonable suponer esa condición, podría darse, por ejemplo, a que un cambio en las condiciones del medio ambiente haya alterado los valores selectivos, o a que por mutación se haya aparecido un gen nuevo. Sewall Wright sí corrige este vacío de no explicar las condiciones de no-equilibrio.

2. No se menciona si el fenotipo puede ser afectado por el medio ambiente también.
3. No aparece por ninguna parte si el efecto de un gen en la construcción de una proteína pueda ser afectado o influido por el resto del genotipo aunque Haldane es consciente de los efectos interactivos específicos de varios genes.
4. Tampoco se hace concesión alguna a los pasos intermedios que van desde el genotipo hasta el fenotipo ni a las interrupciones que pueden darse por vía del ambiente.
5. El paradigma neo-darwinista supone que los cambios no originados en el genotipo son aleatorios en relación con el fenotipo determinado. Cualquier fenotipo cambiante que sea enteramente fortuito por hipótesis no puede ser transmitido.
6. El paradigma finalmente extrapola la adaptabilidad a todos los fenómenos biológicos conocidos como importantes para el progreso evolutivo.

Argumentar, como hace el neo-darwinismo, que la selección favorezca a los individuos con un cierto fenotipo, implica la existencia de un fenotipo para esa característica y que la sola dispersión y diferencia de los genotipos aumentará los logros de la selección es pura metafísica, puesto que el fenómeno es resultado de toda una secuencia de estrategias genotípicas en determinados momentos ontogenéticos y no puede ser considerado como una "cosa" única con una sola realidad atemporal. Considerarlo una "cosa" implicaría estadísticamente someter un fenómeno con una varianza amplia que cobija todas sus expresiones, como si fuera resultado de un número más reducido de unidades que varíen, o sea, con una varianza mucho más estrecha.

El punto anterior ha sido repetidamente observado por Waddington (vea por ejemplo Waddington, 1957, 1970). Además podríamos añadir que la presencia de varianza aditiva no asegura continuada respuesta a un programa de selección (vea Clayton, Morris y Robertson, 1957). Estos autores dicen "...

de hecho hemos encontrado que la heredabilidad, sea que se determine como proporción de la respuesta al diferencial de selección o como análisis de medios-hermanos y de hermanos completos disminuyó hacia la 2da. y 3ra. generación en todos los experimentos de selección negativa para cerdas esternopleurales..." y en otra parte después de conceder que las respuestas a selección por 7 generaciones basadas en respuestas individuales, o de familias, están de acuerdo con lo predicho por la conocida ecuación de,

$$\Delta G = \bar{i} h_f^2 \delta_f$$

en la página 140 del Journal of Genetics de 1957 aparecen los cálculos de respuestas a la selección familiar en *Drosophila melanogaster* según Clayton, Morris y Robertson (l.c., 1957) dicen que tienen ciertas reservas que son:

- a) que hay gran divergencia entre las réplicas para la selección aumentativa, aun cuando el grado de consanguinidad es bajo,
- b) que las respuestas selectivas que disminuyen la cuantía del fenotipo fueron menores a lo esperado como consecuencia de un declino en la variación genética en 2, 3 generaciones, etc.

Otra vez Waddington (p. 327 del libro Hacia una biología teórica ed. española, 1976) explicando el paradigma del Fisher dice que éste último en lugar de medir los valores de selección mediante coeficientes lineales tales como las *k* de Haldane, emplea parámetros maltusianos expresados en términos exponenciales para referirse al número de descendientes producidos por los organismos del genotipo en cuestión. Fisher, para considerar al resto del genotipo, considera que las diferencias en los parámetros maltusianos para dos alelos se debe presentar con las frecuencias de los alelos y con un parámetro que expresa la diferencia fenotípica producida por la sustitución de un alelo por otro en la población real, teniendo en cuenta los otros genes presentes. Lo que aconseja Fisher es que se incluya el porcentaje de cada una de las combinaciones de apareamiento posibles con los aportes alélicos de cada individuo apareante. El teorema fundamental de Fisher dice "La velocidad de incremento en idoneidad de cualquier organismo es igual en todo instante a su varianza genética en idoneidad en ese instante" (Fisher, 1930).

¿Cómo interpretar esto? Es que esta frase supone varias cosas:

1. Que los individuos que tienen una idoneidad tienen un promedio en aptitud reproductiva y una varianza en la población, pero al suponer eso se cancelan todas las fluctuaciones del fenotipo, aptitud reproductiva que no pueden distribuirse al azar entre los individuos del grupo

poblacional puesto que son aquellos fenotipos que no tienen un origen en el fenotipo, y por lo tanto no están sujetos al cálculo de probabilidades que permita la asignación de varianzas para ese genotipo.

2. La frase "Existe un incremento en idoneidad" supone que todas las fluctuaciones del fenotipo aptitud se sometan a las variaciones que la genética mendeliana le concede. Esta suposición no está ni siquiera avalada por los datos aportados por los fenotipos de origen no mendeliano y que por lo tanto no mendelizan.
3. Esta aseveración (neo-darwinista) de Fisher se podría interpretar como si las velocidades de incrementos en idoneidades tuvieran una dirección definida, o sea, como si la selección tuviese siempre un objeto concreto de respuesta positiva. Lo cual ya vimos no puede ser siempre cierto puesto que pueden surgir causas fisiológicas que impidan la respuesta positiva a pesar de la varianza genética que perdure.
4. ¿Es que Fisher al hablar de incremento en idoneidad quiso decir que la expresión concreta de ese término se manifiesta en aumento en número? Si es así se equivocó porque las poblaciones no aumentan siempre en número, ni siquiera en los trazos de tiempo en los que se les conceda actuar (vea el trabajo de selección de Clayton, Morris y Roberston, 1957).

Obviamente las dificultades señaladas en el paradigma de Fisher también se pueden aplicar al de Haldane. Ambos adolecen de una simplicidad que hoy no se acompaña a lo que conocemos de las respuestas a la selección. Sin embargo, apreciamos la necesidad simplicitista que un modelo matemático-lógico requiere para aportar los elementos predictivos. Nosotros también hemos usado ese artificio matemático (vea Rodríguez y Hoenigsberg, 1987).

Cuando Sewall Wright se interesó por aquellas circunstancias en que los efectos de selección natural son mitigados o dominados por otros factores surgieron condiciones poblacionales tales como tamaños y estructuras de apareamientos que no se habían estudiado antes. La importantísima contribución de Sewall Wright se ocupó de los valores selectivos de todo el genotipo (combinaciones alélicas) que surgen como una superficie múltiple en donde la idoneidad constituye una de las dimensiones, las otras expresan la vasticidad de las combinaciones genéticas.

La múltiple superficie de Wright es como un manto de tierra con múltiples sinuosidades de promontorios, colinas, cúspides altas, valles altos y bajos por donde se pasea la aptitud reproductiva a lo largo del tiempo y según el genotipo, y además a subir las cúspides adaptativas. Wright se ocupó en

varias ocasiones de los mecanismos teóricos mediante los cuales una población debido a su historia pasada, se encuentra en lo alto de una colina y se encamina a viajar a través de un valle y alcanzar así la cima de otra prominencia más alta en su vecindad. El aparato matemático que maneja Sewall Wright le permite señalar los cambios en la distribución de las frecuencias de los genes en las poblaciones y naturalmente las condiciones que pueden llevar a ciertos alelos a quedar "fijados" (0 y 100%).

Sewall Wright hace entrada en las situaciones que dan cuenta de otros tipos de condiciones iniciales separadas de las condiciones de equilibrio tales como la heterogeneidad del medio ambiente tanto en el espacio como en el tiempo. Con estas situaciones especiales Wright suprime lo que llamamos, páginas atrás, una de las más criticadas simplificaciones del paradigma mendeliano del neodarwinismo, el dejar sin explicación las condiciones iniciales de no-equilibrio. Sin embargo,

1. Wright tampoco hace hincapié en los pasos que van desde el genotipo hasta el fenotipo ni a las situaciones ambientales que pueden por sí solas alterar el fenotipo y hacer variar los coeficientes selectivos.
2. Sewall Wright tampoco tiende una mano a las modificaciones del fenotipo que aunque no resulten directamente del genotipo pueden ser heredadas por arrastre.
3. La incidencia ontogenética en el precisar la morfo-estructura del fenotipo puede modificar el resultado que la selección pueda tener sobre él a pesar del remoto genotipo que lo originó. Esta es una consideración que tampoco se presenta en la teoría evolutiva por selección natural.

Ya vimos cómo uno de los grandes problemas de la teoría radica en no considerar la presencia de la adaptación que no tiene origen directo en los genes. Y que deja sin explicación los apartes del medio ambiente como modificadores de los coeficientes selectivos sin el concurso de los genes.

¿ES JUSTIFICABLE EL PANSELECCIONISMO?

La teoría neo-darwinista supone que la selección natural es una excelente constructora siempre, ya que no para en su esfuerzo progresista por modificar positivamente a todas las características (vea Huxley, 1942; Dobzhansky et al., 1977). Ahora bien, lo anterior es equivalente a sostener que en donde hay selección surge, como por encanto, la característica útil, o sea adaptativamente oportuna, sin más ni más. Ya vimos páginas atrás cómo puede haber efectos selectivos que no produzcan resultados positivos ni convenientes. Es posible que si la teoría hubiese sido un poco menos tremendis-

ta en sus expectativas y más ajustada al oportunismo que según Simpson (l.c., 1962) la caracteriza, hoy tendríamos más consenso. Uno de los ejemplos, de libro texto, son las plumas del pavo real: selección natural presumiblemente vistió a este pájaro con un bellísimo ropaje porque ese espectáculo tan vistoso ha tenido un gran éxito reproductivo. Sin embargo, el consecuente arrastre fue producir un animal que no puede escapar de sus depredadores. El efecto neto no ha sido adaptativamente conveniente. Selección natural no siempre construye lo adaptativamente conveniente para todo el individuo.

Hay especies de *Lepidóptera* (= polilla) que tienen prolongaciones en la parte anterior de la cabeza; algunas tienen manchas en esas prolongaciones milimétricas con formas de cocodrilo. Waddington (1968) no lo puede explicar como elemento útil para escapar la posible depredación por parte de cocodrilos. Sin embargo, dice que no por eso abandonaría la explicación selectiva. Yo sí la abandonaría para ese ejemplo, porque no se puede concebir efectividad heroica en cada órgano, tejido, célula y característica. ¿No se debería francamente señalar fracaso o ausencia de selección en un carácter que hasta el momento no parece tener ningún valor adaptativo?

A pesar de que ha habido rupturas recientes en sus filas los panseleccionistas están irremediablemente casados con el gradualismo de Darwin. Hoenigsberg (l.c., 1987a) presenta una serie de críticas al gradualismo que no voy a tratar de enumerar aquí. Sin embargo, intentaré en esta ocasión revisar el caso del "equilibrio puntual" documentado en la especiación de moluscos en el lago Turkana (vea Williamson, 1983).

MODELOS DE CAMBIOS EN MOLUSCOS DE AGUA DULCE EN TURKANA

Los análisis canónicos en *Bellamyia unicolor* (caracoles) de las 49 poblaciones (fósiles de 400 m de tierra) de Kubi Algi y de pre Kubi Algi en los sedimentos de la formación Koobi Fora y de la de Galana Boi de los linajes de la última parte del Cenozoico de Turkana se agrupan (Williamson, 1981, 1983). Los análisis se basaron en 16 parámetros que se derivaron de 16 mediciones originales para cada uno de los 761 especímenes encontrados. Las dos variables canónicas (una en la horizontal y la otra en la vertical) muestran que aproximadamente 60% de la varianza total se agrupa. La distribución estratigráfica demuestra, por una parte una gran uniformidad morfológica de los especímenes en el tiempo y por otra parte cambios morfológicos durante el período estudiado.

1. En el nivel Suregei las poblaciones del género *Bellamyia* pertenecientes a las formas 12b y 12c

son de una nueva forma, parece que fácilmente distinguible. Sin embargo, las formas morfológicamente intermedias entre la nueva forma y la *B. unicolor* (típica) se presentan en las formas 8 y 11 un tanto por debajo del nivel Suregei.

2. Otro cambio morfológico ocurre en las formas 27 y 29 de la zona inferior de la formación Koobi Fora. Esta nueva forma aparece junto a la típica *B. unicolor*.
3. Una tercera forma se puede documentar en la forma 88 del nivel Guomde totalmente sola. En términos de la distancia Mahalanobis D^2 la población Guomde es equidistante del nivel Suregei y de la más próxima *B. unicolor*.

Según Williamson las tres formas nuevas que se colocan por fuera del rango de la especie *unicolor* deben derivarse de ella puesto que las formas intermedias que aparecen en el nivel Suregei y la ausencia de un posible y plausible ancestro *Bellamyia* en bajo Cenozoico del Africa nord-este indican que los tres morfos divergentes en Suregei deben haberse derivado de *B. unicolor*. Además, indudablemente el análisis por componente principal de la morfología presentada por el linaje de *B. unicolor* en Suregei las formas fósiles 8, 11 y 12 muestran un rápido alejamiento del *B. unicolor*. También aparecen cambios significativos, (durante ese mismo período) en las varianzas fenotípicas a medida que se iban presentando las transformaciones morfológicas. Es interesante señalar este aspecto porque un aumento en la varianza durante un proceso de transformación indica inestabilidad ontogenética con saltos entre los llamados "surcos del desarrollo" que promueven fenotipos nuevos en las poblaciones de transición. Por ejemplo, el centroide de la muestra intermedia 8 que es 6,6 unidades generalizadas de distancia de la última población divergente de *Bellamyia*, muestra bastante sobreposición sea con la típica *B. unicolor* o con las morfos derivadas de *Bellamyia*. Pero ésta población 8 que es morfológicamente intermedia entre la (B) y la (12), además muestra un aumento en la varianza fenotípica (la que suma todas las varianzas de los parámetros medibles); o sea, una varianza fenotípica total de 45,5 significativamente por encima del nivel 2,5%, con una prueba F de una vía, que el de las poblaciones típicas de *B. unicolor*. En cambio, hubo otras poblaciones de la forma 11 con una varianza de 12,7, que es comparable a la de la típica *B. unicolor*, a pesar de ser también forma morfológicamente intermedia como la 12c. Lo que parece ser de gran interés por sus proyecciones evolutivas es que el nivel Suregei produce saltuariamente un linaje de *Bellamyia* de grandes y rápidas transformaciones morfológicas, inicialmente acompañadas con grandes aumentos en la varianza fenotípica además de un largo período sin cambio alguno en los depósitos.

IMPLICACIONES EVOLUTIVAS

A primera vista el patrón de lo ocurrido a las especies fósiles de caracoles en Turkana es una increíble uniformidad morfológica de millones de conchas durante millones de años. Estos depósitos han permanecido más o menos indisturbados desde su formación y el orden de formación de cada depósito puede ser perfectamente identificado por medio de las relaciones que guardan con las características geológicas del depósito. Obviamente se trata de una serie evolutiva que revela o puede revelar una extraordinaria oportunidad para estudiar las pautas detalladas de los cambios evolutivos en un informe fósil completo. En 13 linajes completos se ha presentado extraordinaria estabilidad con saltuarias interrupciones de capas de fósiles con rápidos cambios en la forma de las conchas, como señalamos antes. Estas nuevas poblaciones luego persisten prácticamente sin cambio alguno hasta que se extinguen o en algunos casos vienen a ser reemplazadas por formas ancestrales. Los tipos intermedios entre los ancestros y las especies derivadas ocupan una pequeña porción de la historia evolutiva de cada género. Curiosamente los períodos de transición en los distintos géneros coinciden entre sí. Y un taxón partenogenético *Melanoides*, y por lo tanto asexual, ha tenido una evolución tan rápida como sus compañeros de reproducción sexual. Esto último pone en duda la generalizada teoría de la genética evolutiva de que la reproducción sexual aumenta la flexibilidad (= oportunidad) evolutiva (ver Maynard Smith, 1978).

Williamson (en Nature, 1981) sugiere que éstas pautas de evolución de caracoles se ajustan sustancialmente al modelo de cambio de Cuvier, del siglo pasado, que en este siglo ha sido rescatado por Goldschmidt (1940) y ampliamente criticado por el neo-darwinismo. Elredge y Gould (1972) lo vuelven a tratar como "el modelo de equilibrio puntual". En esta interpretación de Williamson la evolución no aparece como un proceso gradualista sino más bien discontinuo en el que a largos períodos de estabilidad genética se seguirían períodos de revoluciones genéticas que producirían rápidos cambios (vea Gould, 1985). Es una sucesión de evoluciones a saltos, totalmente diferente al cambio gradual por selección natural actuando en las pequeñas diferencias en idoneidad entre los individuos. El dictamen de Darwin "*natura non fecit saltum*" sería incorrecto; la ausencia de formas intermedias en los taxa (con algunas interrupciones) de los depósitos de Turkana parece ser un resultado real de la evolución de los caracoles, lo cual parecería justificar el dictamen de Williamson de que la especiación podría ser un fenómeno "cualitativamente" diferente del cambio gradual de la evolución "intraespecífica".

¿ESPECIACION ALOPATRIDA EN TURKANA?

La especiación a saltos según Elredge y Gould

(1972) sería resultado de los mecanismos de especiación alopátrida con el modelo de efecto fundador de Ernst Mayr (1954). Este modelo sugiere que los sólidos mecanismos homeostáticos y gran flujo genético de las grandes poblaciones en la parte central de la distribución de una especie obstaculizan los cambios evolutivos porque distribuyen los genes que podrían dar lugar a divergencia evolutiva (i.e., vea Hoenigsberg, 1987a). En cambio en las pequeñas poblaciones aisladas demográficamente *stressadas*, los mecanismos de homeostasis se desarticulan durante el fenómeno de las revoluciones genéticas y entonces presumiblemente el cambio evolutivo rápido podría darse más fácilmente. La entrada de nuevos linajes morfológicos en el informe fósil de Turkana representaría inmigraciones de poblaciones aisladas. Si las separaciones cladogénicas se dan solamente en las poblaciones aisladas como eventos fugaces no cabría documentación paleontológica de especiación con formas intermedias.

El aumento en la varianza fenotípica durante la especiación alopátrida tal como aparece en el nivel Suregei es lo que surge de la predicción hecha por Levins (1970) del modelo "fundador" de Mayr. La desarticulada estabilidad en respuesta a las revoluciones genéticas del modelo surgirían de la grieta que se abriría en el mecanismo de la canalización del desarrollo de los individuos. La grieta es, por decirlo de algún modo, una consecuencia de la rotura que sufre el mecanismo homeostático durante la revolución genética que acompañaría la especiación por "fundación".

Hay dos datos que enjuician la validez del papel que la deriva estadística genética pueda tener. El primero es que aún el taxón asexual *M. tuberculata* muestra tener un cambio evolutivo, en los niveles Suregei y Guomde, idéntico a las especies sexuadas de caracoles. (2) Los cambios rápidos en Suregei ocurren sobre una amplia zona y en unidades densamente pobladas. La deriva genética, el efecto fundador y la endocruza no parecen tener, con estos datos, la importancia que se les asigna, convencionalmente, como disparadores de la quiebra de la homeostasis y de la especiación en los islotes. Como ya vimos, además parecería como si la importancia que se le ha dado a la sexualidad como agente generador de flexibilidad evolutiva no sea sostenible y que convenga hasta abandonar esta posición en los niveles supraespecíficos.

¿EVOLUCION INFRAESPECIFICA Y SUPRAESPECIFICA?

Ya vimos, unas páginas atrás, que los descubrimientos en Turkana también ponen en tela de juicio la naturaleza del proceso de especiación. La pregunta sería: mientras puede que haya gradualismo intrapoblacionalmente quizá no se pueda sostener que exista a partir de especies porque el fenómeno de especiación implique un salto cualitativo

con otro orden organizativo que lo dirija. Lo anterior surgiría del hecho de que si los supuestos de gradualismo no se cumplen por falta de documentación paleontológica intermedia en Turkana, entonces se puede abrir un camino a la teoría de un cambio cualitativo en vez de la acumulación de pequeños cambios, como sostiene el darwinismo.

Existe una diferencia fundamental entre las escalas de tiempo que utilizamos los genetistas de poblaciones y las que utilizan los paleontólogos. En los datos de Turkana las formas intermedias, que comentamos unas páginas atrás, duraron entre 5.000 y 50.000 años que son períodos muy cortos si se tienen en cuenta los millones de años de estabilidad entre cambios. Los descendientes modernos de estos caracoles tienen un ciclo de vida de 6-12 meses que son para un promedio de 20.000 años unas 20.000 generaciones entre formas estables. Para lograr cambios gradualísticos como los que surgen por selección artificial en cerdas abdominales de *Drosophila melanogaster* con 50 generaciones es suficiente (Clayton, Morris y Robertson, 1957). En ratones bajo selección para pasar de 13 generaciones - 32 generaciones, unas 30 generaciones son suficientes (Falconer, 1960). Además, aislamiento reproductivo incipiente puede lograrse en

pocas generaciones de selección dirigida (Hoenigsberg et al., 1966). Son períodos de tiempo breves en comparación con los observados en los cambios puntuales de Williamson (l.c., 1983). Lo cual podría hacer pensar que estamos tratando con nuevos mecanismos evolutivos. O será que lo dirigido con selección artificial es tan inmensamente más fuerte que con la selección natural?

AGRADECIMIENTOS

El autor desea dejar constancia de su enorme gratitud a dos árbitros que con sugerencias mejoraron notablemente este escrito. Además, los señores H. Cárdenas, Hugo Cerda, Miguel Sanz de la Rosa, Alberto Moreno, A. Riveros, A. M. Calcagno, A. Montañó, Marina Ordóñez Varela, H. Belalcázar, B. Barreto, M.M. de Polanco, P. Grigoriu, H. Castañeda y el Dr. José Rodríguez, con sus comentarios y discusiones en seminarios del Instituto de Genética enriquecieron los análisis críticos contenidos en esta publicación.

Finalmente, deseo expresar gratitud al No. 200004-1-1985 de Colciencias, al No. EPIT-55-1985 de la fundación del Banco de la República de Colombia, y al N.S.F. de U.S.A., por el pago editorial de este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- ALQUIST, J.J., 1986. Comunicación oral sobre: Molecular Phylogeny in Vertebrates.
- BAUR, E., 1932. Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Antirrhinum*. etc. Z. ind. Abst. Vererb. 1. 63: 256.
- BUFFON, F., 1838. Fragments Biographiques, Précédés d'études sur la vie, les averages et les doctrines de Buffon, París.
- BUKHARI, A. I., SHAPIRO, I. A. and ADHYA, S. L., eds. (1977a). DNA Insertion Elements, Plasmids, and Episomes (New York: Cold Spring Harbor Laboratory).
- CALOS, M., and J. H. MILLER, 1980. Trasnposable Elements. Cell. Vol. 20, pp. 579-595.
- CLAYTON, G.A., MORRIS, J.A. and A. ROBERTSON, 1975. An experimental check on quantitative genetical theory. I. Short term responses to selection. J. of Genetics. Vol. 55: 131-151.
- COHEN, S.N., 1976. Transposable genetic elements and plasmid evolution. Nature (London) 263, 731-738.
- DOBZHANSKY, Th., 1941. The Genetic structure of natural populations of *Drosophila* Proc. VIII Int. Genet. Congr. (Edinburgh, 1939): 104.
- DOBZHANSKY, Th., 1975a. Analysis of incipient reproductive isolation within a species of *Drosophila*. Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A., 72, 3638-3641.
- DOBZHANSKY, Th., F. J. AYALA, G.L. STEBBINS, and J. W., VALENTINE, 1977. Evolution. W. H. Freeman, San Francisco.
- ELREDGE, N., and S.J., GOULD, 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. pp. 82-115. In: Schopf, T. J.M., ed. Models in Paleobiology. Freeman, Cooper and Co., San Francisco, California.
- FALCONER, D. S. and J. W. B. KING, 1953. A study of selection limits in the mouse. J. Genet. 51: 561-81.
- FALCONER, D. S., 1960. Introduction to Quantitative Genetics, Oliver and Boyd, Edinburg, London.
- FISHER, R., 1930. The Genetical Theory of Natural Selection, Clarendon Press, Oxford.
- FONTDEVILA, A., 1982. Recent Developments on the Evolutionary History of the *Drosophila mulleri* complex in South America. In Ecological Genetics and Evolution. Edited by J. S. F. Barker y W. T. Starmer. Academic Press, New York.
- GOULD, S. J., 1985. A Clock of Evolution. Natural History, Vol. 94, No. 4.
- GOLDSCHMIDT, R., 1940. The Material Basis of Evolution. New Haven: Yale University Press.
- HALDANE, J. B. S., 1932. The Causes of Evolution, London: Harper & Brothers (reprinted by Cornell University Press).
- HAECKEL, E., 1875. Ziel und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte, Jena, Hermann Dufft.
- HOENIGSBERG, H. F., A. J. CHEJNE and E. HORTOBAJ-GERMAN, 1966a. Preliminary report on artificial selection towards sexual isolation in *Drosophila* Z. fur Tierpsychologie Band. Heft 2 pp. 129-135.
- HOENIGSBERG, H. F., 1987a. Genética de Poblaciones en el Trópico Americano XXIV. Críticas a la teoría sintética: aislamiento reproductivo, gradual o abrupto? Acad. Col. Ciencias, Vol. XVI No. 63
- HUXLEY, J., 1942. Evolution, the Modern Synthesis. London and New York. En Castellano "La Evolución, Síntesis Moderna". Ed. Losada, Buenos Aires, 1946 (n. del T.).
- HUXLEY, J., 1963. Evolution, the Modern Synthesis. 2nd ed. George Allen and Unwin Ltd. London.

- JORDAN, E., SAEDLER, H., and STARLINGER, P., 1968. O^o strong-polar mutations in the *gal* operon are insertions. *Mol. Gen. Genet.* 102, 353-363.
- KAPLAN, N. O., M. M. CIOTTI, M. HAMOLOSKY, and R. E. BIEBER, 1960. Molecular Heterogeneity and evolution of enzymes. *Science* 131: 392-397.
- KLECKNER, N., 1977. Translocatable elements in procaryotes. *Cell* 11, 11-23.
- KLECKNER, N., 1981. Transposable elements in procaryotes. *Annu. Rev. Genet.* 15: 341-404.
- LEVINS, D. A., 1970. Developmental instability and evolution in peripheral isolates. *The Amer. Naturalist*; Vol. 104, No. 938, pp. 343-353.
- MALAMY, M., 1966. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 31, 189-201.
- MALAMY, M., 1970. In the Lactose Operon, J. Beckwith and D. Zipser, eds. (New York: Cold Spring Harbor Laboratory), pp. 359-373.
- MAYR, E., 1940. Speciation phenomena in birds. *Amer. Naturalist*, 74: 249-278.
- MAYR, E., 1946. The number of species of birds. *The Auk*, 63: 64-69.
- MAYR, E., 1949. Speciation and Systematics. In *Genetics, Paleontology and Evolution*: 281-298, Princeton University Press, Princeton.
- MAYR, E., E. G. LINSLEY and R. L. USINGER, 1953. *Methods and Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill. New York.
- MAYR, E., 1954. Change in Genetics, Environment and Evolution In: *Evolution as a Process*. J. Huxley, A. C. Hardy and E.B. Ford, eds. pp. 157-180. Allen and Unwin, London.
- MAYNARD-SMITH, J., 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press.
- MAYNARD-SMITH, J., 1986. *The Problems in Biology*. Oxford University Press.
- NEVERS, P., and SAEDLER, H., 1977. Transposable genetic elements as agents of gene instability and chromosomal rearrangements. *Nature* Vol. 268 pp. 109-115.
- PATTERSON, J. T. and W. S. STONE, 1952. *Evolution in the genus Drosophila* New York, Macmillan.
- RICHARDSON, R. H., ELLISON, J. R. and AVERHOFF, W. W., 1982. Autocidal Control of Screwworms in North America. *Science* 215, 361.
- RODRIGUEZ, J. and HOENIGSBERG, H. F., 1986. Population Genetics in the American Tropics XXVII. Extinction and recolonization of demes Vs. Genetic variability in *Drosophila pseudoobscura*. *Acad. Col. Cienc*, Vol. XVI, No. 62.
- SAX, G., 1935. Chromosome structure in the meiotic chromosomes of *Rhododiscolor*. *J. Arnold Arbor.* 16, 216.
- SHAPIRO, J. A., 1969. Mutations caused by the insertion of genetic material into the galactose operon of *Escherichia coli*. *J. Mol. Biol.* 40, 93-105.
- SIMPSON, G. G., 1940. Types in Modern Taxonomy. *Amer. Jour. Sci.*, 238: 413-431.
- SIMPSON, G. G., 1962. *Principles of Animal Taxonomy*. 2nd ed. Columbia University Press, New York.
- SMITH, S. G., 1941. Cytology and parthenogenesis of *Diprion polytimum* Hartig. *Proc. VII Int. Congr. (Edinburgh, 1939)*: 267.
- STARLINGER, P. and SAEDLER, H., 1976. IS-elements in microorganisms. *Curr. Top. Microbiol. Immunol.* 75: 111-152.
- STEBBINS, G. L., 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York.
- VANZOLINI, P. E. and L. R. GUIMARAES, 1985. Lice and the history of South American Land mammals. *Rev. Brasil. Ent.*, 3: 13-46.
- WADDINGTON, C. H., 1957. *The Strategy of the Genes*. Allen & Unwin, 1960, Londres, 1957.
- WADDINGTON, C. H., 1968. *Towards a Theoretical Biology*. 1: Prolegomena. 2: Sketches. 3: Drafts. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- WADDINGTON, C. H., 1976. *Hacia una Biología Teórica*. Alianza Editorial, S. A., Madrid, España.
- WILLIAMSON, P. G., 1981. Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. *Nature*: 293, 437-443.
- WILLIAMSON, P. G., 1983. Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin, *Evolution Now*, ed. J. Maynard-Smith. Redwood Burn Ltd., Trowbridge, Wiltshire, England.
- WYNNE-EDWARDS, V. C., 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour* (Oliver and Boyd, 1962).
- ZIMMERMANN, W., 1953. *Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse*. München, Freiburg & München: Karl Alber.