

ECOLOGIA, BIOGEOGRAFIA Y EVOLUCION

R. MARGALEF

Introducción.

Ecología, biogeografía y evolución vienen a ser los tres vértices de un triángulo en el que se encierra lo más interesante que puede enseñarnos el estudio de los organismos «al aire libre», queriendo significar con esta expresión el estudio de los organismos en sus condiciones reales de vida, sometidos a una constelación de circunstancias que se deforma y simplifica tan pronto como los llevamos al laboratorio.

La *evolución* es el resultado de una incesante reestructuración de entidades organizadas y reproducibles que ordinariamente va acompañada de una diversificación y multiplicación del número de las especies. El ambiente en que los individuos deben sobrevivir para dejar descendencia, actúa como un filtro selectivo y su importancia es tal que fatalmente los organismos reflejarán las características de aquel filtro, si se acepta que las alteraciones de los sistemas genéticos se producen sin dirección determinada y con rei-

teración ilimitada. No puede, pues, comprenderse la evolución sin un estudio atento de las relaciones entre los individuos de una especie y el mundo en que están inmersos, el *ecosistema* del que forman parte, integrado por individuos de otras especies y por un complejo de características físicas y químicas de muy diversa actuación. La *ecología* es, sencillamente, la biología de tales entidades supra-individuales y de naturaleza mixta, es decir, físico-biótica. Por otra parte, la ecología desea saber cómo han evolucionado las estirpes hasta adquirir las características con las cuales forman parte de los ecosistemas reales.

La evolución de una estirpe y su integración en un determinado tipo de ecosistema se descompone en una sucesión de acontecimientos prácticamente irreproducibles, localizados en tiempo y lugar, verdaderamente *históricos*. Una de las características de la vida que más mueven a admiración es la ininterrumpida transmisión de una cantidad ingente de información (en el sentido de la teoría de la información) a través de las sucesivas generaciones y la fidelidad con que es activada y reproducida. Esta información va reflejando constantemente nuevas incidencias en la vida de la estirpe, aumentando en cantidad; puede decirse que las estirpes orgánicas acumulan historia. El tiempo, naturalmente, tiene propiedades uniformes como continente de fenómenos; pero los sistemas orgánicos, tanto los individuos en desarrollo como las especies en evolución, alteran irreversiblemente sus propiedades con el curso del tiempo, precisamente por aumentar el contenido en información, información que difícilmente se pierde. Nadie es hoy lo mismo que era ayer. Esto, y no es poco, es lo que queda del argumento del «tiempo», empleado especialmente por paleontólogos, cuando suponen que, en tiempos pasados, la evolución pudo estar sujeta a reglas un tanto distintas de las actualmente válidas. La *biogeografía* es el estudio de las consecuencias de la localización de los acontecimientos significativos en la evolución y de la concatenación de circunstancias prácticamente irreproducibles que les prestan individualidad, es, en otras palabras, la ciencia que describe y explica, hasta donde puede, la escenificación del despliegue de la vida a lo largo de su historia.

Las relaciones insoslayables de la evolución con la ecología y con la biogeografía están presentes en todos los escritos de los fundadores de la moderna teoría de la evolución. Darwin era un ecólogo de primerísima línea, atestiguándolo sus libros sobre la lombriz de tierra y sobre las plantas carnívoras, para no citar más que obras

distintas de aquellas por las cuales es más famoso. Wallace se considera, con justicia, como el fundador de la zoogeografía. Ciertamente, la zoogeografía no podía tener pretensiones científicas sin la aceptación previa del transformismo.

A estas alturas sería trasnochado dedicar unas páginas en una revista de Universidad a recordar los fundamentos evolucionistas de la biogeografía o a acumular ejemplos de las modalidades que reviste la *selección natural*, según los ambientes en que opera y que guarda con el fenómeno omnipresente de la *adaptación* una rela-

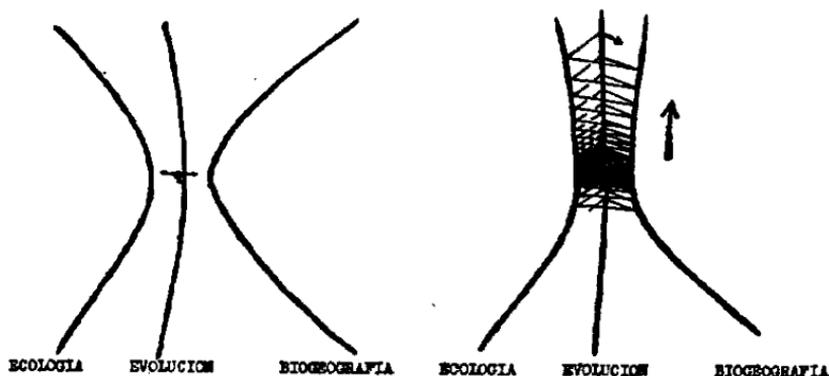


Fig. 1.—Esquemas que ilustran dos formas de imaginar las relaciones entre ecología, biogeografía y evolución. El eje vertical representa el tiempo. A la izquierda, el punto de vista rudimentario de considerar las relaciones limitadas a un «punto» (selección del individuo por unas determinadas características ambientales y en un lugar definido); a la derecha, punto de mira moderno, según el cual las circunstancias ecológicas y geográficas en las que se verifica la selección, en una población o en varias poblaciones interfértiles, dan origen a «fuerzas» que perduran, manifestándose en las modalidades de evolución y de sucesión, imponiendo un mayor grado de irreversibilidad.

ción paralela, por lo constringente, a la que existe entre el cuerpo y la mente. Más a tono con el estado actual de la ciencia será comentar una serie de adquisiciones, unas recientes y otras no tanto, que dan mayor perspectiva al esclarecimiento de las relaciones entre evolución, biogeografía y ecología.

En la frase que encabeza este artículo, dichos tres enfoques del mundo orgánico se han considerado como los vértices de un triángulo, para simbolizar su mutua trabazón. El punto de vista que se desea comentar y divulgar añade dimensión a aquel triángulo, convirtiéndolo en una especie de prisma (fig. 1). Pues lo cierto es que las relaciones entre ecología, biogeografía y evolución, alrededor

de un acontecimiento biológico determinado, no se pueden reducir a un punto simbólico, sino que requieren, por lo menos, una línea extendida a través del tiempo y aun, a veces, considerar otra dimensión para el espacio. Las características de un ecosistema no sólo establecen unas condiciones precisas de selección sobre los individuos de una estirpe, sino que son capaces de dar a su evolución cierta inercia, a lanzarla por un camino determinado. A la recíproca, las características de las especies que forman parte de un ecosistema dan a éste propiedades dinámicas muy definidas que permiten predecir con notable aproximación sus estados futuros. Una vez adquirida cierta modalidad de evolución o de sucesión, tarda en desvanecerse y, como es natural, esta inercia repercute en la distribución geográfica. A la recíproca, es frecuente que las modalidades de la evolución y de la constitución de los ecosistemas vengan influenciadas por especiales configuraciones geográficas en la distribución de las estirpes y de los biótopos.

Ha sido necesario desarrollar la idea original de la selección natural y generalizar la descripción de la dinámica de las poblaciones naturales antes de que fuera posible convertir en «prisma» a nuestro «triángulo». La forma primitiva e ingenua de entender la selección natural era muy simple: los descendientes de un individuo o de una pareja no son todos iguales, unos sobreviven y otros perecen y la probabilidad de supervivencia es mayor en aquellos cuyos caracteres están mejor adaptados a las condiciones de ambiente bajo las cuales se efectúa la selección. Es natural que ciertos naturalistas de este primer período llegaran a dudar de la existencia de «especies», no por razones empíricas, sino conducidos por la expresada línea de razonamiento. Se da un paso considerable al aceptar como entidad sobre la que actúa la selección natural no al individuo, sino a una unidad de cría que vive en condiciones constantes o fluctuantes. El estímulo para ello fué quizá la consideración de la evolución de los insectos sociales, con una proporción variable de individuos estériles. La genética de las poblaciones, con sus fundamentos estadísticos desarrollados por Fisher, Wright y otros autores, es una adquisición definitiva de la ciencia. La mayor parte de lo que se escribe sobre el nuevo darwinismo y la nueva sistemática fluctúa alrededor de este nivel. En este terreno se explica la existencia de discontinuidades entre especies o entre unidades de población, justificando el punto de partida de la antigua sistemática: la existencia de especies discretas. Al propio tiempo, la genética de las poblaciones ha descubierto en los sistemas genéticos la existencia

de numerosas y continuas alteraciones que permanecen sin aflorar a la superficie, sin manifestarse, de manera que la aparente unidad morfológica de una especie puede encubrir una real disparidad de los sistemas genéticos en sus distintas poblaciones o unidades de cría. Pero los distintos genotipos pueden acusar diferentes propiedades en relación con la selección natural cuando las condiciones de ambiente se alteran y también pueden ser fuente de nuevas variaciones cuando se ponen en contacto con otros sistemas genéticos, diferentemente integrados, en otras poblaciones de la misma especie. Tal posibilidad lleva a considerar que las unidades sobre las que opera la selección natural, cuando conduce realmente a una evolución morfológica, pueden ser mucho más amplias que las pequeñas unidades de cría favoritas de los genetistas, tanto en el tiempo como en el espacio. En este punto estamos ya próximos a considerar como unidad natural a la antigua especie linneana.

La selección opera sobre una serie de generaciones que se van sucediendo en un ambiente más o menos cambiante y simultáneamente sobre unidades de cría que viven en áreas de condiciones ligeramente diferentes y entre las cuales existe un flujo génico más o menos intenso. Apenas podría entenderse de otro modo la adquisición o, por lo menos, la conservación de normas de reacción potencialmente útiles. Para que una estirpe adquiera o conserve la potencia de dar una somación adaptada a cierta característica de su ambiente que ordinariamente no se presentaba en la residencia donde últimamente vivía, hace falta que exista o que todavía persista en cierto grado una presión de selección sobre el conjunto de la especie, sobre el conjunto de individuos con sistemas genéticos compatibles.

Cuando la selección pasa del nivel individual al de la población y luego al específico, se hacen sumables en la historia de la especie actos de selección que se realizan en diversos tiempos y en distintas localidades y esta adición explica fenómenos que no se comprenderán sin ligar entre sí el destino de los distintas líneas de descendencia de una especie. La consecuencia más importante es, quizá, comprender por qué las condiciones del ambiente y sus variaciones temporales o locales no sólo informan las características de las especies, sino incluso su manera de evolucionar.

Por lo que respecta a la ecología, es posible que el progreso más sensible haya sido la introducción y generalización de un punto de vista fundamentalmente dinámico, guiado u orientado

por unos principios empíricos derivados del estudio comparativo de las comunidades naturales. El concepto de *sucesión* fué desarrollado en su principio por los botánicos, especialmente por Warming (1895) y Clements (1916). Todo ecosistema que no experimenta alteraciones más o menos «catastróficas» pasa por una serie de etapas sucesivas hasta que alcanza una fase de relativa estabilidad. En este proceso, se manifiesta la acción de unas leyes rigurosas, cuya apreciación permite calificar de «juvenil» o «madura» a una comunidad determinada o de establecer relaciones sucesionales entre varias, aun sin haber observado su situación real en un proceso de sucesión.

La sucesión representa, en primer lugar, un enriquecimiento de la estructura del ecosistema. Imaginemos una comunidad formada exclusivamente por vegetales, su *biomasa* (expresada en peso de materia orgánica por metro cuadrado, por ejemplo) aumentará hasta un límite en que la *productividad* (expresada en peso de materia orgánica asimilada por metro cuadrado y día, por ejemplo) se equilibra con la respiración y algunas otras pequeñas pérdidas. Si se añade un nivel trófico representado por animales vegetarianos, la actividad de éstos moviliza una parte de la biomasa acumulada por los vegetales, cuya productividad relativa a la biomasa aumenta automáticamente. (El cociente productividad/biomasa tiene la dimensión T^{-1} y podría considerarse como una velocidad.) Se establece un equilibrio más complejo, en el que la biomasa total tiende a aumentar, pero cumpliendo con la condición de que la máxima proporción posible de la misma se halle a nivel de los fitófagos. Una revolución semejante se produce con cada nivel trófico que se añade: los niveles precedentes se «rejuvenecen» (o aceleran su productividad relativa) y el último nivel añadido pasa a ocupar una posición influyente especial. Simultáneamente, la tendencia a la segregación, a una utilización más eficiente de los recursos del medio conduce habitualmente a aumentar el número de nichos ecológicos que se distinguen en cada nivel trófico (véase más adelante).

La sucesión no tiene por qué ser un proceso continuo, sino que frecuentemente representa un sistema de *relevos* (Dansereau, 1956). Salvar uno de ellos no significa solamente utilizar mejor o peor unos recursos, sino utilizarlos de una forma distinta; se establece una nueva constelación de exigencias y de tolerancias en la explotación del ambiente. Pues ciertos relevos llevan consigo un cambio radical en los propiedades del medio, como en el paso de una

comunidad acuática a una comunidad terrestre, cuando el aterramiento es consecuencia de la reacción de la misma comunidad, por formación de sedimento o suelo subacuático que invade todo el espacio, empezando por las orillas. Un relevo puede simplificar de momento la estructura; pero, a la larga, implica un enriquecimiento de la misma.

Otra regularidad manifiesta en toda sucesión es la progresiva acumulación de biomasa. Al aumentar el número de niveles tróficos, una misma productividad básica —a nivel de los vegetales— permite un aumento relativo de la biomasa total. En la competencia triunfan las especies capaces de acumular una biomasa máxima. La disminución de la productividad relativa a la biomasa significa una menor frecuencia en la renovación de los individuos: especies de corta vida y tasa de multiplicación elevada son sustituidas por otras de vida más larga y a las que, para mantener una población estacionaria, basta una tasa de multiplicación baja.

Las transformaciones que experimenta el ecosistema pueden expresarse en términos de potencial y de eficiencia. En sus líneas generales, la sucesión representa el paso de comunidades formadas por organismos adaptados a una rápida y potente utilización de los recursos del medio a otras comunidades que los aprovechan con una eficiencia mayor, pero que no pueden desarrollar una potencia («power output», Odum & Pinkerton, 1955) tan grande. El incremento de eficiencia se manifiesta en la restricción de la dieta y mejor utilización del alimento, en el aumento de las dimensiones, con la consiguiente reducción del consumo de oxígeno por unidad de biomasa, en la disminución del número de descendientes supernumerarios —la tasa de multiplicación disminuye, pero los huevos, embriones y crías están mejor protegidos.

De las consideraciones estampadas resulta una definición breve y eficaz de la sucesión: comprende el conjunto de fenómenos que se producen fatalmente y conducen a la *mínima disipación de energía por unidad de biomasa*. Las primeras etapas de la sucesión se siguen más rápidamente y tienen un mayor grado de irreversibilidad que hacia el final. La intensidad de las fluctuaciones a que está sometido el ecosistema se debilita a medida que progresa la sucesión y cuando las fluctuaciones están impuestas por el ambiente físico (ciclos climáticos muy intensos, peligro de avalanchas, afloramiento periódico de aguas profundas, etc.) la sucesión no puede progresar más allá de cierto punto, es decir, las comunidades que pueblan

los ambientes sometidos a aquellas fluctuaciones permanecen forzosamente en un estado poco maduro.

En el curso de la sucesión, unas especies pueden ser reemplazadas por otras. La competencia entre especies conduce ordinariamente a la victoria de aquellas cuyas características están mejor de acuerdo con las que debe ofrecer una comunidad más madura: las especies están siendo sometidas constantemente a una presión o, mejor dicho, a una «succión» lenta y pausada que da valor selectivo positivo a aquellas características que corresponden a una mayor «madurez». Se han enunciado ya algunas: mayor corpulencia y longevidad, estenofagia, menor número de descendientes. Es natural encontrar estas tendencias realizadas en todas las «ortogénesis».

Los diversos mecanismos de selección y la tendencia implícita en los ecosistemas a alterarse en determinado sentido constituyen importantes elementos activos en las relaciones entre ecología y evolución. La biogeografía representa un aspecto relativamente pasivo y fundamentalmente actúa restringiendo o canalizando en cierta dirección el flujo génico entre los distintos grupos de individuos de una especie.

Formas de reaccionar a los cambios externos y tipos de evolución.

Supongamos un sistema variable que sólo se conserva o se reproduce si es capaz de conseguir por sí solo un grado suficiente de *adaptación* a un conjunto de condiciones externas, variables e independientes del sistema que consideramos. Este puede ser una máquina construída por el hombre, un organismo en el curso de su vida o la sucesión de generaciones de una estirpe. En el caso de los seres vivos, la adaptación significa hacer mínimos por medio de «mecanismos» las alteraciones que el simple juego de las fuerzas físicoquímicas directas introducirían en él o los organismos, alteraciones que frecuentemente conducirían a su muerte. En el caso de una máquina, la adaptación será la idoneidad para cumplir con determinada misión prefijada.

Posiblemente una máquina ofrecerá el modelo más sencillo para iniciar esta discusión. Imaginemos que deseamos cerrar automáticamente con llave la puerta de una casa una vez estén dentro todos sus habitantes para dedicarse al descanso. Podríamos ingeniar un

mecanismo, indudablemente complicado, que llevara cuenta de las personas que entran y salen, vigilando su paso por medio de células fotoeléctricas, o bien que cerrara la puerta cuando el peso total que gravita sobre el piso corresponde al del conjunto de los habitantes de la casa. Si éstos son de costumbres regulares y regresan, pongamos por caso, al atardecer, sería factible adoptar otro mecanismo, mucho menos complicado, utilizando una simple célula fotoeléctrica, que cerrara la puerta cuando la claridad diurna descendiera por debajo de determinado valor umbral. Aun existe otro recurso más simple, si los habitantes de la casa se retiran a la misma hora, y es conectar el mecanismo de cierre de un reloj, de manera que funcione siempre a una hora prefijada.

Un ingeniero humano elegiría probablemente esta última solución como más sencilla, a no ser que se revelara plenamente inadecuada e inferior a las otras, cuando los habitantes de la casa regresan más tarde en verano que en invierno, en cuyo caso el sistema de respuesta a la intensidad de la luz diurna podría ser el mejor, o bien si sus movimientos son a capricho, lo que nos obligaría a preferir la solución más complicada (la primera). Nuestro mecanismo, en todo caso, actúa mediante una *información* que recibe sobre la marcha (primera modalidad) o bien que el constructor, conocedor de las costumbres regulares de los habitantes de la casa, ha introducido o almacenado en la construcción del aparato (tercer caso). La cibernética, ciencia que estudia los mecanismos automáticos y de regulación, aconsejará en cada caso la forma más eficiente de utilizar la información de que se dispone.

En los organismos se encuentran formas de respuesta absolutamente comparables. Fijémonos, por un momento, en los pobladores de una playa sujeta al vaivén de las mareas. Al producirse la bajamar, muchos crustáceos y otros animales, como *respuesta directa*, se entierran en la arena. Un gran número de organismos microscópicos, diatomeas, ciliados y turbelarios, cuando sube la marea profundizan en el sedimento suelto, penetrando en los primeros cinco milímetros de la superficie, raramente hasta los 10 mm.; en bajamar ascienden hasta la misma superficie que conserva suficiente agua capilar. Si permanecieran en la misma superficie cuando sube la marea, serían arrastrados por el agua y dispersados; pero han adquirido un *ritmo endógeno*, basado en un «reloj» interno, que tiene la virtud de *anticiparse a los acontecimientos*. Naturalmente, llevados a un ambiente sin mareas, conservan este ritmo; de la misma manera que en el tercer mecanismo que antes discutíamos, la puerta se

sigue cerrando a la misma hora, aunque nunca se haga de noche ni existan ya inquilinos en la casa. En muchos mecanismos humanos la capacidad de «anticipación» es tan esencial como en el caso de los microscópicos pobladores de las playas fangosas; piénsese en el mecanismo de regulación de un cañón antiáereo, que debe anticipar la situación del blanco en el momento en que se calcula llegará allí el proyectil. Todos estos mecanismos anticipadores o de regulación endógena, naturalmente, sólo son buenos para funcionar en situaciones que se pueden prever con una exactitud suficiente, como es el ciclo de la marea en el caso de los organismos o la velocidad y dirección de vuelo del avión en el caso del cañón. Se basan en información «vieja» y, como es de suponer, fallan totalmente en una situación nueva o imprevista.

Las actividades nerviosas de los animales son las que más se prestan a establecer comparaciones con los mecanismos que estudia la cibernética. También podremos distinguir respuestas directas, indirectas y endógenas, que corresponden a los tres tipos de mecanismos que antes explorábamos como posibles recursos para cerrar una puerta en determinadas condiciones. La respuesta *directa* recibe información en forma de estímulo y reacciona a ella. Téngase presente que la respuesta del organismo no puede ser simplemente directa, porque en la estructura de sus órganos receptores y efectores se ha ido acumulando información a lo largo de la historia de la estirpe, información que, por ejemplo, tendrá la forma de dispositivos que seleccionen el estímulo más eficaz o que hacen que la respuesta no sea sencilla —una contracción, etc.— sino que comprenda una serie de movimientos concatenados de manera determinada. La utilización de información previa aumenta más y más en el curso de la evolución y se manifiesta plenamente en las otras formas de respuesta. En la respuesta *indirecta* —reflejos condicionados— el estímulo eficaz no es aquel respecto al cual la adaptación tiene sentido, sino otro que le acompaña siempre y que resulta más simple percibir. La información acumulada a través de una larga selección puede manifestarse en una respuesta larga y complicada que «es disparable» desde el exterior, pero cuyos diversos elementos ya no son regulables por la información que ahora podría venir de fuera; estamos ante el puro *instinto*. A medida que se aprovecha en mayor grado la información adquirida en el curso de la evolución —o introducida en la máquina por su constructor— se van cerrando las puertas gradualmente a la información que procede directamente del exterior. Al fin y al cabo esta regla se cum-

ple en todos los niveles, incluso en el de la civilización humana: el apego excesivo a la tradición se combina fácilmente con la incapacidad para darse cuenta de la realidad actual.

El desarrollo de un organismo nos enfrenta ante parecida situación. El organismo desarrollado representa una interacción entre las potencias encerradas en el germen (una información, al fin y al cabo) y la acción del ambiente. La ontogenia utiliza en grado muy diverso la información procedente del ambiente. Cuando se utiliza de manera notable, es natural que el ambiente influye mucho en el aspecto del individuo desarrollado; entonces la especie se puede calificar de *plástica*. Como información procedente del «exterior» puede considerarse la posición relativa de las partes del organismo en desarrollo; por esto los huevos de organismos relativamente plásticos son de fácil regulación y dan organismos enteros cuando se extirpan blastómeros en las fases tempranas de su desarrollo. Los organismos de desarrollo determinado estrictamente por la información contenida en el germen, no son capaces de superar estas intervenciones, ni se regulan ni se adaptan a condiciones anormales. Existen todas las gradaciones intermedias. No faltan en la ontogenia ejemplos de reacciones indirectas, comparables a los reflejos condicionados; tales las plantas acuáticas con heterofilia, dotadas de hojas acuáticas divididas y aéreas enteras. Esta conformación tiene sentido de adaptación en relación con la presencia o ausencia de agua (absorción de elementos nutritivos), pero el agente morfogenético eficaz no es la presencia de agua, sino la intensidad de la luz, un estímulo cuya intensidad guarda habitualmente correspondencia con aquél en relación con el cual se orienta la respuesta.

El criterio de eficacia de un mecanismo orgánico, es la aptitud para sobrevivir que confiere a la especie. Es posible cerrar más y más las puertas a la información procedente del exterior cuando la especie se halla perfectamente integrada en un ecosistema muy estable y una larga evolución ha permitido acumular en la estirpe elevada cantidad de información perfectamente utilizable —desarrollo estrictamente determinado o canalizado, instintos, ritmos endógenos—. También puede permitirse dejar de utilizar directamente la información procedente del exterior cuando ha adquirido una suficiente homeostasis interna —animales homeotermos, homeosmóticos—, que garantiza la supervivencia del individuo bajo condiciones externas relativamente variables. Todos los mecanismos, naturales o ideados por el hombre, que utilizan una información almacenada, sólo

funcionan con eficacia cuando lo hacen en condiciones previstas por aquella información. Una mariposa mimética tropical requiere condiciones de vida muy estrechamente especificadas; sin embargo, un mamífero será capaz de sobrevivir sin cambiar su morfología, bajo climas bastante diversos. Muchos organismos acuáticos podrán desarrollarse en condiciones aún más variadas, pero aprovechan información procedente del exterior y, de acuerdo con ella, adoptan una u otra forma; son plásticos.

En el curso de su evolución una estirpe puede tornarse más plástica o bien seguir una tendencia inversa. Esto último parece ser el caso más general o, por lo menos, el más estudiado, especialmente por Schmalhausen y Waddington. Es la transición de un tipo de desarrollo en el cual existe una relación definida entre los factores del ambiente y las reacciones morfogenéticas del organismo, a otro tipo autorregulado, *canalizado* por sustitución de la dependencia continua por otra discontinua, con el establecimiento de *simples umbrales de reactividad* («todo o nada») en los tejidos y, finalmente, a un desarrollo autónomo. Cuando una especie plástica va a parar a un ambiente que permanece constante, es fatal la selección creciente de mutaciones que reducen aquella plasticidad y canalizan el desarrollo. La aptitud de la piel a engrosarse por el uso es una manera de reaccionar, una *norma de reacción*, adquirida por selección en una fase antigua del desarrollo de los vertebrados; pero el engrosamiento de la piel de la planta del pie humano, como ya señalara Darwin, aparece en el embrión antes que el uso pueda haber intervenido. Sin que haya tenido que perderse la típica reactividad de la piel a engrosarse por el uso, como lo atestigua la aparición de callos en las manos con la labor ruda, tiene importancia que el engrosamiento de la piel del pie se realice cuanto antes. Como en todos los mecanismos en que la «anticipación» es deseable, no sólo la potencia, sino la manifestación del carácter se fija genéticamente y el engrosamiento de la piel del pie se produciría igual en un hombre que andara sobre las palmas de las manos. Esta modalidad de la evolución ha sido calificada de *estabilizadora* por Schmalhausen y de *normalizadora* por Waddington, y es una ruta muy seguida por las estirpes. Ordinariamente, la adquisición del carácter de manera rígidamente determinada, va acompañada de la pérdida de la reacción morfogenética que la producía, como, si en el ejemplo anteriormente utilizado, una vez el hombre tuviera callos congénitos en todos

los áreas de la piel donde presumiblemente va a utilizarlos, no pudiera ya desarrollarlos en otra parte.

Es un poco más difícil imaginarse el proceso contrario: la adquisición de la plasticidad. Algunos tipos de plasticidad muy difundidos, como, por ejemplo, la general reducción del tamaño de las estructuras orgánicas con un aumento de la temperatura, se pudieran creer una consecuencia inevitable de la base físico-química de la vida, si no fuera que están basados en mecanismos distintos, según los diversos grupos de organismos (Margalef, 1955). En efecto: las diferencias de tamaño pueden resultar de un distinto número de células o de un diferente tamaño de las células.

Ambos recursos se combinan de diversa manera y en los organismos unicelulares, como es de imaginar, sólo el segundo es operante. La temperatura actúa sobre las dimensiones de las células a su vez, a través de vías diferentes: el núcleo parece más influíble que el citoplasma. Una temperatura baja puede aumentar la hidratación, puede perturbar las divisiones, conduciendo con ello a la poliploidía y puede retardar el ritmo de las divisiones celulares sin entorpecer sensiblemente el crecimiento en masa. Los fenómenos de difusión, las exigencias de la respiración y la regulación hormonal se suman a ello. Las tasas de crecimiento de las distintas partes del cuerpo pueden no ser afectadas, y entonces, como simple consecuencia de la alometría, un sencillo cambio en las dimensiones significa una «deformación» del cuerpo.

Aunque los resultados finales son ordinariamente coincidentes y aparentemente simples, la verdad es que la acción morfogenética de la temperatura es muy complicada, basada en un número elevado de mecanismos biológicos que coinciden o interfieren para dar el resultado generalmente observado, que a un aumento de la temperatura corresponde un empequeñecimiento de los individuos desarrollados en aquellas condiciones. Un carácter tan general como es la reactividad de la ontogenia a los efectos de la temperatura, no es un mecanismo básico de la vida, sino que se basa en un sistema de mecanismos biológicos, interviniendo cada uno de ellos en diferentes proporciones según las estirpes, adquiridos, combinados, conservados, o depurados por la selección natural. Es claro que la adquisición de una adecuada reactividad de este tipo es un acontecimiento que no necesita repetirse a menudo. Los mecanismos biológicos muy generales —los fundamentos de la química de la vida, la reproducción sexual— se han de considerar como adquisiciones antiquísimas de la vida, lo que explica su identidad en grupos amplios. Por lo me-

nos en algunas líneas han conservado una plasticidad prometedora de nuevas realizaciones orgánicas (nutrición de microorganismos autótrofos).

¿Cuál parece ser la condición necesaria para adquirir la plasticidad? Ciertamente un ambiente muy heterogéneo en el tiempo o en el espacio. Si las sucesivas generaciones de una especie se desarrollan y viven bajo condiciones distintas, la estirpe entera se encuentra sometida a los efectos de un paquete de filtros selectivos que forzosamente la conducen a adquirir una norma de reacción adaptativa. Posiblemente se puede alcanzar un efecto parecido cuando existe un intenso flujo génico entre poblaciones de una especie que viven en condiciones suficientemente diversas unas de otras. La aceptación definitiva de esta posibilidad requeriría un estudio genético matemático de las condiciones en las cuales la adquisición de la plasticidad puede ser efectiva.

Precisamente, la reproducción sexual es un mecanismo que tiene efectividad para combinar propiedades adquiridas por poblaciones que viven bajo distintas condiciones de existencia. Este es uno de los aspectos más importantes de la sexualidad en relación con la evolución.

Los mecanismos genéticos conocidos nos permiten asegurar que la adquisición de la plasticidad es más lenta y más «difícil» que la estabilización y que ésta se produce fatalmente cuando la estirpe no se mantiene en «tensión» por la existencia de cambios ambientales. De aquí la impresión que la evolución normalizadora o estabilizadora es irreversible o, por lo menos, sigue un sentido preferente. La aceptación de tal asimetría es muy importante para entender la marcha de la evolución.

Cuando comparamos organismos que viven en condiciones similares, nos damos cuenta que ciertos caracteres que en unos —estirpes plásticas— son simples modificaciones o somaciones no hereditarias, son en otros —estirpes estabilizadas— consecuencia ineludible de un desarrollo determinado y, por tanto, fijadas genéticamente. Ya Darwin reconoce que ciertos caracteres de manifestación análoga pueden ser debidos indistintamente a la selección o a efectos del «clima» y Weissmann expone un ejemplo típico del paralelismo entre la diferenciación genética y simples modificaciones, en relación con la temperatura, con referencia a la mariposa *Lycaena phlaeas*. Se comprende que este paralelismo haya sido utilizado, una y otra vez, como argumento a favor del lamarckismo por los

autores que han identificado *a priori* los dos tipos de fenómenos, en el caso de los callos de los mamíferos y en otros similares.

El interés despertado por dicha coincidencia en un campo científico más ortodoxo es diferente. Las modificaciones en determinado sentido servirían de primer paso a una evolución ulterior, pero no por hacerse hereditarias, sino por permitir la vida en un ambiente donde luego —de mantenerse constante— se seleccionarían las mutaciones, cuyos efectos conservan, copian o acentúan el carácter de la modificación. La plasticidad daría aptitudes a una estirpe para ser semillero de numerosas especies estabilizadas de caracteres más o más divergentes entre sí, en las que las fenocopias originarias son sustituidas y exageradas en sus efectos por mutaciones. Una serie de autores han colaborado al desarrollo de estos puntos de vista, algunos de ellos en época relativamente temprana (Baldwin, 1892, 1902; Osborn, 1897; Lloyd Morgan, 1900; Lukin, 1936; Kirpichnikov, 1944, 1947; Gause, 1947; Alpatov, 1944; Hovasse, 1950; Schmalhausen, 1947; Waddington, 1942, 1953).

Las múltiples correlaciones orgánicas constituyen otras tantas normas de reacción adaptativas y deben tener el mismo origen de éstas. Las mutaciones que han sido llamadas constructivas (Rensch) por tener efectos muy complejos sobre todo el organismo, con sentido adaptativo —por ejemplo, cambios en el tamaño total—, tienen importancia en evolución gracias a la existencia de aquellas correlaciones orgánicas. Estas han tenido que ser adquiridas y mantenidas por existir formas de selección que actúan sobre individuos que viven bajo condiciones diferentes y conducen, al conjunto de la estirpe que representan, a adquirir una plasticidad adaptativa, una utilización correcta de la información que reciben del exterior.

Recordando la forma en que se ha iniciado este apartado, es oportuno añadir que la cibernética y la teoría de la información permiten tratar los problemas de la evolución con exactitud y utilizando conceptos de validez más general en la ciencia —lo que siempre es un progreso—. Young (1954) reconoce que las actividades de toda población de organismos se hallan bajo el influjo de tres fuentes de información: la que reciben directamente de los acontecimientos que se desarrollan en el ambiente, la que derivan de sus antepasados, cifrada en los cromosomas, y la que adquiere y va almacenando en el curso de la vida cada individuo.

La exposición de Jacobson (1955) es sugestiva: «El lenguaje de la información describe de manera elegante el proceso de la

evolución, sin introducir nuevos conceptos. La información que especifica la organización de un individuo constituye un mensaje. Este mensaje es transmitido repetidamente a través de un circuito recurrente o de re(tro)alimentación («feed back») (el ciclo individual). Ocasionalmente se presentan «ruidos» (perturbaciones en el lenguaje de la teoría de la información) en el mensaje (mutaciones). El «ruido» afecta a la ganancia del mensaje mientras éste discurre por el circuito recurrente (fertilidad de la especie). Los mensajes que pasan a través del filtro (ambiente) con una ganancia igual a uno o mayor que la unidad, determinan una recurrencia positiva (la multiplicación de la especie basta para su sostenimiento). Los mensajes con perturbaciones tales que no pueden atravesar el filtro (mutaciones desfavorables) son rechazados (extinción de las especies), después de recorrer cierto número de veces el circuito. Eventualmente, los mensajes pueden llegar a adquirir un carácter ajustado primordialmente a las características del filtro, haciendo máxima la ganancia (adaptación). Y estos mensajes con ganancia máxima pueden ser más complejos que los originales (evolución).»

La aparición de mutaciones se puede asimilar a la intercalación de un generador de magnitudes al azar («random generator») en el sistema (método de Monte Carlo). Su presencia no significa, en modo alguno, que el sistema extraiga organización (información) del azar («noise») (Elsasser, 1958). El desarrollo de este punto tiene considerable interés filosófico en la discusión del significado de la evolución y de la suficiencia de los mecanismos de evolución identificados.

Schmalhausen (1958), en su último trabajo adopta un lenguaje comparable, pero matiza más, conforme cabía esperar después de su contribución excepcional a la teoría de la evolución. Para él la unidad de evolución es la población, y el mecanismo operador está representado por el ecosistema del que aquella forma parte. Los cigotos son portadores de información acumulada por la estirpe, que se transforma durante la ontogénesis por medio de un sistema de amplificadores representados por la morfogénesis y cuya meta es el fenotipo adulto. La información pasa del cigoto a las células germinales de la siguiente generación sin transformación, pero con posibles «ruidos» o perturbaciones (mutaciones). La población, de un lado, y el resto del ecosistema, de otra parte, forman los elementos de un circuito recurrente. La actividad de los organismos afecta al equilibrio del ecosistema y las características de éste se reflejan en

una mortalidad y reproducción diferenciales, es decir, en la selección natural (Fig. 2).

La forma *estabilizadora* de la selección natural conduce a la máxima eficacia y exactitud en el funcionamiento del canal de comunicación (interno) que conduce la información de los cigotos a las células germinales primarias, mantiene fijo y sin errores el mecanismo del desarrollo individual, lleva a su máxima estabilidad al mecanismo de la herencia y establece mecanismos autónomos de desarrollo, que conducen a una normalización de los caracteres de los individuos.

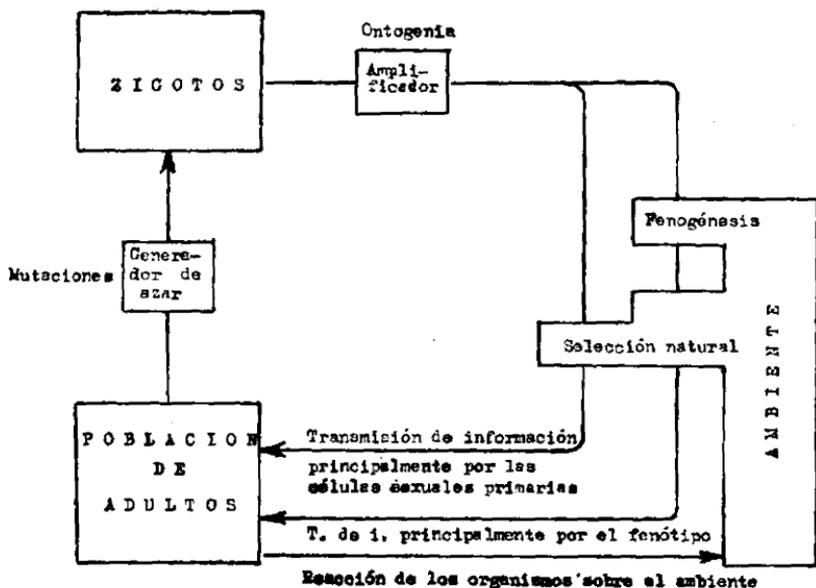


Fig. 2.—La manera de operar la selección natural, representada en forma de circuito recurrente (*feed back*). Hay dos vías para la transmisión de información en cada generación; la primera, más interna, tiene mayor importancia en las especies estabilizadas, de desarrollo canalizado; la segunda, más externa, adquiere relativamente mayor interés en las especies plásticas.

La forma *dinámica* o *plastificante* («moving») de selección natural, tiende a mantener el equilibrio en el canal de transmisión (externo) de información entre el ecosistema y la población, pero permite reorganizaciones en la estructura del mecanismo de la herencia (el canal de comunicación que se mantenía fijo en la evolución estabilizadora) y en los mecanismos del desarrollo individual, (formas de transformación de la información). Así es posible el desarrollo de nuevas adaptaciones, con eventual complicación de la organización. Representa una alteración de las formas de actividad de

los organismos como medio de comunicación a lo largo del canal entre población y ecosistema.

La evolución estabilizadora se basa en la eliminación de los resultados de la transmisión errónea, evaluada por los fenótipos, y conduce a proteger el desarrollo frente a cualquier perturbación. La evolución dinámica o plastificante se basa precisamente en la utilización de dichos errores (mutaciones evaluadas por sus fenótipos) e integra dichas perturbaciones en nuevas formas de organización.

Modalidad de evolución en relación con las características del nicho ecológico ocupado por las estirpes.

Una convención muy útil en el estudio comparativo de las comunidades naturales consiste en considerarlas descompuestas en una serie de elementos o *nichos*, que vienen a ser sus sillares fundamentales. Cada nicho puede definirse por unas condiciones de vida y por unas necesidades definidas: en la comunidad de un bosque, un nicho estará representado, por ejemplo, por todos los animalillos de talla pequeña, que comen hongos y cuyos tegumentos, que permiten una desecación relativamente rápida del cuerpo, les obligan a vivir en un ambiente constantemente húmedo; estas características determinan también cuáles serán sus enemigos. El conjunto de nichos armoniza como las piezas de un mosaico. Cada nicho está ocupado por un número mayor o menor de individuos de una o de varias especies, cuyo sentido es equivalente dentro de la estructura dinámica del ecosistema, y que, por tanto, son intercambiables sin que se modifique sensiblemente aquella estructura. La comunidad se mantiene por la capacidad inherente a cada uno de sus nichos de perpetuarse en una proporción cuantitativa semejante, en virtud de la reproducción de sus ocupantes. La representación de cada nicho es forzosamente limitada y en su seno existe una competencia intensa, cuando los elementos que lo ocupan son de constitución diferente, sea por pertenecer a distintas especies, sea por representar distintos genótipos de una misma especie. La evolución por selección natural es un proceso que ordinariamente se efectúa dentro de la limitación del nicho ecológico.

Ya sabemos que existen por lo menos dos tipos principales de evolución. La forma de selección natural que conduce a uno o a otro está estrechamente relacionado con características de los nichos

ecológicos que ocupan las especies en cuestión. Como los nichos no se podrían definir si no existieran especies que los ocuparan, el concepto de nicho puede parecer superfluo; sólo nos sirve como denominador común para agrupar especies que desempeñan una misión semejante en el seno de la comunidad, y aquí se usa en este sentido colectivo. Por otra parte, los nichos son elementos cómodos para descomponer la comunidad en un sistema de circuitos recurrentes. Con esta convención podemos examinar brevemente algunas características de los nichos que más influyen en impartir una u otra modalidad de evolución sobre las especies que los ocupan.

El ecosistema está formado por un mosaico de nichos relacionados entre sí y con el ambiente. Las relaciones entre unos y otros nichos son ordinariamente recíprocas y tienen la forma de *circuitos recurrentes* (sistemas «feed back»). En el caso más general de nichos relacionados unos con otros de manera trófica, formando los eslabones de una cadena alimentaria, la retroalimentación no consiste solamente en la reducción de la reserva de alimento que representa un excesivo consumo del mismo y que, a la larga, va en detrimento del depredador, sino que también abarca a la presión de selección que lleva a un perfeccionamiento en los medios de defensa de las presas. La retroalimentación es, pues, *negativa o degenerativa*, por tanto estabilizante y contribuye al equilibrio del ecosistema.

Todos los circuitos recurrentes pueden entrar en oscilación de acuerdo con las características de inercia y demora en la respuesta de sus elementos y en los ecosistemas no constituyen una excepción. Se originan fluctuaciones libres, es decir, no forzadas ni impuestas por el ambiente, sino debidas simplemente a la interacción entre especies de distintos nichos. Se han descrito numerosos ejemplos de fluctuaciones entre depredadores y presas o entre parásitos y hospedadores (Gause, 1935; Utida, 1957, etc.); del mismo tipo es la interacción que se establece entre el hombre y cualquier comunidad explotada, por ejemplo una pesquería. Cuando los individuos de una misma especie cambian de nicho en el curso de su desarrollo, el mismo efecto sobre una especie puede producirse como resultado de interacción entre individuos de distinta edad (canibalismo de huevos y larvas en peces y copépodos, cf. Nicholson, 1947-1950). Las oscilaciones libres de la comunidad son tanto más violentas cuanto más simple es la estructura del ecosistema (menor número de nichos) y su período guarda relación con la duración de la vida de las especies interactuantes (una de las reglas de Volterra).

La competencia entre las especies que pueden ocupar un mismo

nicho ecológico se caracteriza por la ausencia de retroalimentación («feed back») o por la existencia de retroalimentación *positiva* o regenerativa, como en lo que los ecólogos americanos llaman «disoperación» que contribuye a acelerar la extinción de las especies supernumerarias, hasta no dejar más que una por nicho que, por lo menos teóricamente, es el estado normal en una población en equilibrio («ley» de Gause).

En los ecosistemas más maduros se puede distinguir un mayor número de nichos y estos son más estables en el tiempo, lo cual equivale a decir que aumenta la especialización de los organismos, se establecen entre ellos relaciones más complejas y reticuladas y sus fluctuaciones en el tiempo se amortiguan. En todo ecosistema se pueden reconocer diversos *niveles tróficos* (vegetales, fitófagos, carnívoros de primer grado, carnívoros de segundo grado, etc.) que han de cumplir con la siguiente condición: el flujo total de energía a través de cada nivel disminuye gradualmente desde el primero al último, la materia orgánica sintetizada en exceso por los vegetales y que queda a disposición del nivel siguiente en un ecosistema estacionario ha de representar una energía, por unidad de tiempo y superficie mayor que la materia orgánica sintetizada en exceso por los vegetarianos, y así sucesivamente. Por otra parte, la función reguladora de los distintos niveles tróficos es más importante cuanto más alta es su posición y, en todo caso, se tiende a acumular la máxima biomasa posible. Una regla general es que el flujo relativo de energía en cada nicho, es decir, la productividad partida por la biomasa, es menor cuanto más alta es la categoría trófica del nicho (mínima, por tanto, en los carnívoros que no tienen enemigos) y también que es menor en nichos de situación trófica parecida, pero que corresponden a una etapa más avanzada de la sucesión, conforme ya se discutió en el primer apartado. Es de esperar que un valor más bajo del cociente productividad:biomasa representa unas mayores dimensiones individuales y una prolongación en la duración de la vida individual, lo cual afecta al tipo de selección natural operante. La determinación de la modalidad de evolución de las especies aparece ligada tanto a la etapa de la sucesión como al nivel del nicho y puede representarse esquemáticamente como se hace en la figura 3.

En una población unispecífica aproximadamente en equilibrio llamaremos l_x a la probabilidad de vida de un individuo al tiempo x , n_x al número de descendientes por individuo en la edad x ,

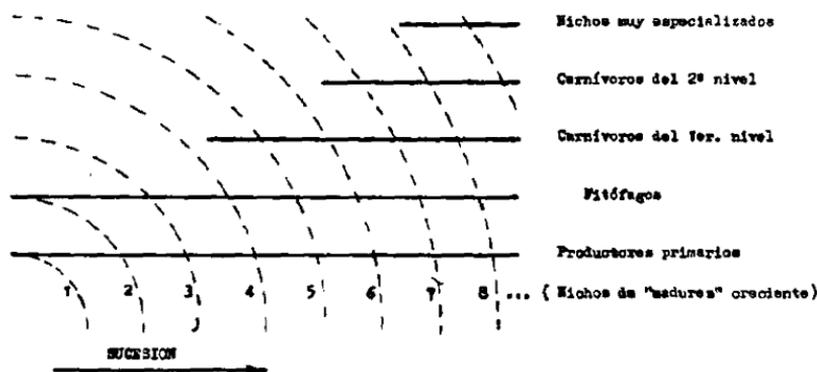


Fig. 3.—Esquema de cómo se distribuye la «madurez» creciente de los nichos ecológicos y de las especies que los ocupan en las etapas de la sucesión y en los distintos niveles tróficos del ecosistema.

p_x al peso medio por individuo también a la edad x . Entonces podemos escribir en una formulación muy elemental y siempre en el supuesto de un estado estacionario:

Frecuencia de individuos de edad x_1 ,

$$l_{x_1} / \sum l_x \quad [1]$$

Edad media de los individuos de la población

$$\sum x_1 (l_{x_1} / \sum l_x) \quad [2]$$

Biomasa media por individuo

$$\sum p_{x_1} (l_{x_1} / \sum l_x) \quad [3]$$

Productividad media por individuo (contribución a los otros nichos de la comunidad durante un tiempo x)

$$\sum p_{x_1} (l_{x_1} - l_{x_1+1}) / \sum l_x \quad [4]$$

Productividad relativa a la biomasa, [4]/[3],

$$1 - \frac{\sum p_{x_1} l_{x_1+1}}{\sum p_{x_1} l_{x_1}} \quad [5]$$

Si la razón de mortalidad $1 - (l_{x+1} / l_x)$ se mantiene constante toda la vida e igual a m , la expresión [5] es igual a esta misma tasa de mortalidad m . Es claro que la productividad es nula si no hay mortalidad (todas las clases de edad igualmente representadas) y máxima si en el período considerado han desaparecido todos los individuos (duplicación en organismos pluricelulares, siendo eliminado

uno de los individuos producidos entre cada dos divisiones para mantener la población numéricamente estable).

Si la población no varía numéricamente, su reproducción cumple con la condición $\sum l_x n_x = 1$ y, de una manera más general, se puede escribir

$$e^{-r} \int l_x n_x dx = 1 \quad [6]$$

en que r es la tasa instantánea neta de multiplicación efectiva de la población. La duración de cada generación, que mide el tiempo medio que transcurre entre momentos equivalentes en la vida de generaciones sucesivas, usualmente de cigoto a cigoto, vale

$$\sum x l_x n_x / \sum l_x n_x \quad [7]$$

La representación gráfica de los valores de l_x en función de x constituye la llamada *curva de supervivencia* (Fig. 4). Aunque todas las poblaciones de una especie tienden a ofrecerla parecida, su detalle varía según los ecosistemas en que esté integrada cada población. En las especies que han alcanzado un mayor dominio del ambiente, la forma de la curva se hace más independiente de las peculiaridades de cada ecosistema, tiende a adquirir una determinación fisiológica y, por tanto, una mayor homogeneidad y fijeza: se estabiliza. En todos los casos, los puntos de máxima mortalidad indican cuándo los efectos de la selección natural pueden ser más intensos. Si la mortalidad es muy elevada en las fases tempranas del desarrollo, la selección, que sólo puede actuar sobre caracteres que estaban ya formados, tiene menor importancia relativa en la evolución de los caracteres adultos y la estirpe puede orientarse hacia la consecución de una mayor prolificidad, especialmente en el caso de eliminación indiscriminada de huevos. Si la mortalidad es baja durante la juventud, la selección natural pesa mucho más sobre los caracteres de adaptación del adulto. Se facilita así la evolución estabilizadora, mientras que la selección por prolificidad, es favorable a una forma más dinámica de selección.

El triunfo de una especie en la competencia queda decidido por el valor no negativo de r en la ecuación [6]. Condiciones semejantes de equilibrio pueden conseguirse con distintas combinaciones de l y de n . Una especie de baja mortalidad y baja natalidad vale lo que otra muy prolífica, pero de mortalidad más elevada.

La elección de una u otra solución no es libre, pues en los ni-

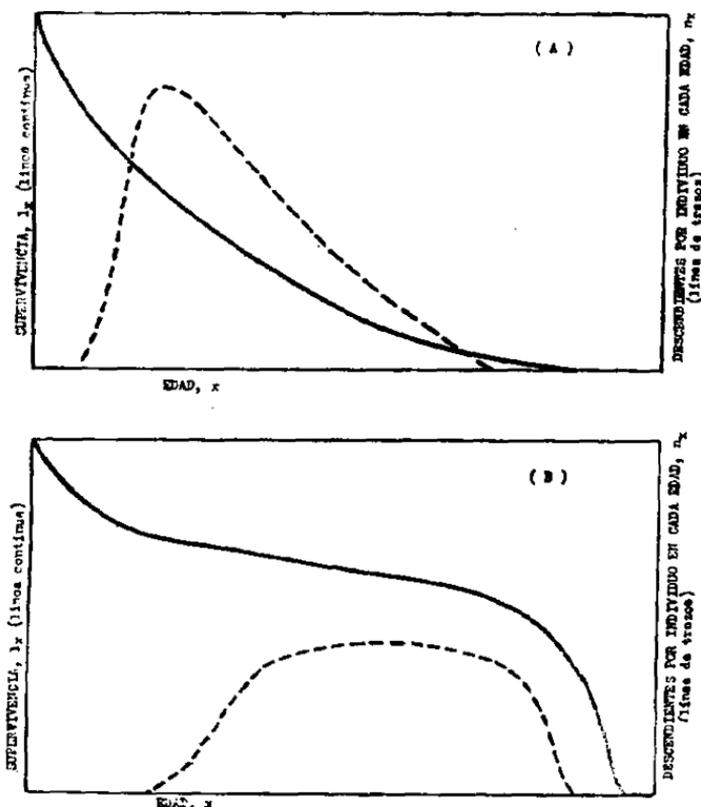


Fig. 4.—Curvas de supervivencia y de fecundidad en dos especies ideales, tipificando la primera (A, arriba) a las especies de elevada mortalidad juvenil, muy prolíferas y ordinariamente plásticas; y la segunda (B, abajo) a las especies de vida más larga y mortalidad menos dependiente del ambiente, de fecundidad más baja y, habitualmente, más estabilizadas. La escala de la fecundidad (línea de trazos) es distinta en las dos especies; la especie A produce muchos más descendientes que la B.

chos que corresponden a un nivel trófico bajo, el mayor flujo de productividad en relación con la biomasa [5] impone valores altos de mortalidad, es decir l_x decrece rápidamente en función de x . Pero cualquier combinación que mantenga los valores de n_x bajos resulta más eficiente, desde el punto de vista de la especie y el conseguirlo, «ascendiendo» a nichos más altos o suprimiendo los que gravitan encima, representa una tendencia muy frecuente en la evolución, que combina los recursos de protección de los embriones, cuidados a la prole, instinto territorial, etc., con el desarrollo de medios de defensa, tóxicos, mimetismo, etc.

La posible existencia de fluctuaciones impone otra restricción; para seguirlas y explotar el ambiente en su grado máximo es for-

zoso mantener un valor de r potencialmente elevado [6] y ello sólo es conseguible si se conserva, por lo menos, la posibilidad de obtener valores de n_x altos.

En conclusión, dentro de ambientes fluctuantes, en nichos de nivel bajo y en ecosistemas poco maduros, la evolución puede orientarse hacia la prolificidad; en ambientes estables, niveles tróficos altos y comunidades maduras, la tendencia es a la reducción del número de descendientes y de la mortalidad, esto es, al aumento de la duración de la vida. En lamelibranquios bentónicos marinos se manifiesta una excelente correlación entre prolificidad, duración de la fase larvaria e intensidad de las fluctuaciones en las poblaciones de adultos (Thorson, 1946). Cuando la vida individual llega a abarcar varios ciclos de corto período, queda suprimido el posible efecto de los ciclos contrario a la estabilización, pues las condiciones de selección pasan a ser las mismas para todas las generaciones.

La modalidad que adquiere la dinámica de las poblaciones en su ajuste a cada tipo de nicho condiciona también la manera de ejercerse la competencia y la *dominancia* a que puede conducir. Cuando las especies compiten por la prolificidad, se da una fuerte exclusión entre especies muy afines, congéneres, y la «ley» de Gause tiene validez plena. Cuando la competencia se establece en el sentido de aumentar la longevidad, limitando a la vez la descendencia, entran en juego mecanismos más sutiles. La integración bioquímica en ecosistemas maduros lleva a una intervención creciente de sustancias *ectocrinas*, es decir, de metabolitos vertidos al medio y que aquí actúan sobre otros seres. Cuando no son características de las especies, sino de los géneros, como al parecer ocurre en organismos acuáticos (dinoflageladas, *Oedogonium*, etc.) se favorece la reunión de vastos conjuntos congénéricos en un mismo nicho, lo cual no puede dejar de influir sobre la evolución del grupo (atomización de las especies, en algunas dinoflageladas).

Como es natural, los ejemplos de dominancia brutal se dan en comunidades poco maduras y las formas de competencia más sutiles, que permiten la coexistencia de especies afines, son propias de comunidades que tienen una larga historia tras sí

La biosfera forma un conjunto de ecosistemas que en virtud de tendencias implícitas en su propio dinamismo tienden continuamente a una mayor madurez. La sucesión sólo prosigue normalmente en áreas favorables (por ejemplo, en buena parte de los trópicos),

mientras que en otras regiones, características locales (canchales, estanques) o zonales (glaciaciones, inviernos rigurosos) imponen fluctuaciones irregulares que impiden el avance de las sucesiones; los ecosistemas quedan allí en estado relativamente poco maduro y una y otra vez intentan avanzar. La superficie de la Tierra es como un extenso mosaico, en el que coexisten ecosistemas de muy diverso grado de madurez.

Podemos decir que en ecosistemas poco maduros o en los nichos de tipo «primitivo» integrados en comunidades más desarrolladas vivirán especies de vida corta, de fácil dispersión, que pueden ocupar rápidamente las áreas vírgenes que se producen por acción de fuerzas naturales, capaces de dejar numerosa descendencia y de sostener un flujo de productividad elevado. En ellas es fácil la adquisición de la ciclomorfosis o variaciones temporarias y de una gran plasticidad del fenotipo, sin que se pierda la compatibilidad genética entre poblaciones separadas, aunque la heterozigosis es frecuente. Son eurioicas, compiten por la dominancia de manera brutal y su evolución, al parecer, puede ser rápida en muy diversas vías, radial. Su éxito estriba en la *oportunidad*, son pioneras de lugares vacíos y están sometidas a una *selección de tipo dinámico*.

En las comunidades o en los nichos más maduros triunfan especies de larga vida, aisladas en pequeñas unidades de cría, productoras de un número limitado de descendientes y, como es natural, con las posibilidades de diseminación más restringidas. Se hallan muy integradas en los sistemas respectivos, incluso bioquímicamente (instintos, entre ellos el territorial, ritmos endógenos, nichos muy restringidos, complementaridad en los sistemas genéticos de parásitos y sus huéspedes). El desarrollo es canalizado y gozan de gran estabilidad morfológica, aunque frecuentemente unos mismos fenotipos están integrados sobre genotipos que difieren entre sí según las distintas unidades de cría, testimonio de aislamiento persistente. La competencia puede quedar aligerada entre especies congéneres. Su éxito se cifra en la *eficiencia* y se manifiesta en un *tipo estabilizador de selección*. Como es natural, las actuales comunidades maduras albergan a especies de este tipo; pero algunas de ellas sobreviven también en ecosistemas de características menos maduras, en forma de «fragmentos de ecosistemas antiguos» que actualmente carecen de sentido y que se perpetúan por conservar cierta idoneidad. Posiblemente la biología de las anguilas y de otros seres de instintos extraordinarios y de ciclos vitales muy complejos no es comprensible si no se acepta esta última posibilidad.

Los ejemplos se podrían multiplicar: bastará comentar algunos. En el plancton marino ofrecen notable contraste las diatomeas y las dinoflageladas, consideradas globalmente. Esquematisando, podemos decir que las primeras son propias de ecosistemas poco maduros y sometidos a fuertes fluctuaciones, son capaces de elevadas tasas de multiplicación y de ceder una gran productividad a niveles tróficos sucesivos. Sus especies son plásticas, variables, pero las diferencias genéticas entre poblaciones de lugares muy alejados parecen ser nimias. En el extremo opuesto tenemos en las dinoflageladas a organismos propios de condiciones más maduras: se multiplican más lentamente, pero su capacidad de natación reduce la pérdida de individuos por sedimentación y su toxicidad representa otra forma de defensa frente a depredadores; en su conjunto son más o menos heterotróficas, con mayor dependencia bioquímica respecto a otros nichos de la comunidad. En este grupo existen numerosas razas locales; dentro de lo que se suele considerar una especie, cada área marina suele poseer una forma especial, con características inconfundibles y que no se pierden (*Ceratium furca*, *Dinophysis*, diversos *Peridinium*, etc.) y no son pocos los grupos en que se ha llegado a una total pulverización de las estirpes (*Histioneis*, *Cytharistes*, etc.).

En los animales pelágicos se manifiesta un contraste parecido, basta recordar las diferencias generales entre los peces propios de aguas costeras o sometidas a fluctuaciones más intensas, ellos mismos capaces de multiplicarse con gran rapidez y extendidos sobre áreas marinas muy extensas (clupeidos, por ejemplo) y las especies también pelágicas, pero que viven en aguas de condiciones más uniformes y asocian una tasa de multiplicación algo menor a una mayor corpulencia. Aunque estas últimas podrían quizá trasladarse de unos lugares a otros con mayor facilidad que las primeras, su diferenciación específica alcanza un grado más avanzado: compárese, por ejemplo, el número de especies de *Scomber* o *Caranx* con el de *Sardina* o *Clupea* en las distintas zonas. Las caballas y jureles están más diversificados sistemáticamente y existen motivos para creer que se encuentran más estabilizados que los clupeidos.

Los ciclopidos de agua dulce pueden proporcionar un tercer ejemplo: las especies de vida relativamente breve, con tres o cuatro generaciones por año (*Tropocyclops prasinus*, *Eucyclops serrulatus*) combinan una gran plasticidad morfológica —ciclomorfosis muy clara— con una uniformidad de tipo en todo el mundo. Son especies de rápida multiplicación y de nivel trófico bajo. Por con-

traste, los *Cyclops* del grupo *strenuus*, cuya vida se aproxima al año, se encuentran escindidos en numerosas razas geográficas, localmente son menos plásticos, su tasa de multiplicación es más baja y pertenecen a un nicho de nivel trófico más alto, al haberse hecho carnívoros (Margalef, 1955).

Los *Acanthocyclops* del grupo *vernalis* ocupan, ecológicamente, una posición intermedia y de acuerdo con ello muestran una notable descomposición en poblaciones interestériles (Price, 1958).

Determinante y expresión geográficas de la evolución.

La biogeografía es el estudio de la manifestación espacial del fenómeno histórico de la evolución, la descripción de la distribución de las especies y su explicación causal. La descripción y sistematización de las áreas actuales constituye la corología o geonemia; las áreas pueden ser vastas (especies *eurícoras*, hasta cosmopolitas) o limitadas (especies *estenócoras*, hasta endémicas), continuas o con interrupciones notables (*disyuntas*) y es fundamental recordar que las vicisitudes que afectan al área a través del tiempo pueden ser independientes de los cambios que experimenta la organización de la especie. En general, la edad de las especies suele ser mucho mayor que la de las áreas que actualmente ocupan.

Las características del área geográfica influyen sobre la modalidad de la evolución; podemos decir más, el simple hecho que los organismos se distribuyan en un espacio donde no es posible la equidistancia entre todos los pares de puntos distinguibles, impone serias restricciones a la anfimixis y condiciona la evolución, aún prescindiendo de la existencia de diferencias ecológicas locales.

De una manera muy general podríamos representar a los individuos de una especie por otros tantos puntos en el espacio. A cada punto se le podría asignar un vector (eventualmente nulo) que señalara la presión de selección o la dirección de la evolución en el organismo que ocupa aquel lugar de la biosfera. El conjunto forma un campo vectorial que se extiende sobre todo el volumen («área») en que vive la especie.

La existencia de unidades de cría en los organismos sexuados y la movilidad de los organismos o de sus diásporas en todos, representan algo que se puede equiparar a una «turbulencia», de intensidad variable según los lugares, y que consiste en una mezcla de

los diversos individuos con su cambio de lugar u oscilación alrededor del punto inicial de localización. Esta turbulencia puede describirse de manera elemental con un campo escalar; pero allí donde existen gradientes notables en la densidad de la especie (en la periferia de su área) y quizá en otros puntos, dicha «turbulencia» (flujo génico, presión de expansión, que casi podría compararse con los movimientos de las moléculas de un gas) puede tener una dirección resultante determinada, en la misma dirección del gradiente de densidad. Entonces, tendríamos que describirle por medio de otro campo vectorial. El flujo génico por unidad de tiempo y de sección es proporcional al producto del gradiente de la densidad de unidades de dispersión (individuos, diásporas) por la movilidad de estos gérmenes, relacionada a su vez con la naturaleza de sus medios de dispersión. No debe olvidarse que el flujo génico potencial no significa una real transmisión de la especie o de los caracteres de la especie; el éxito de aquél puede variar entre uno (expansión en un ambiente adecuado, sin competencia) y cero (anulación total de las diásporas migradas).

Las especies de ecosistemas o de nichos poco maduros, que son capaces de seguir las fluctuaciones ambientales gracias a una elevada tasa de multiplicación, pueden aprovechar ésta para invadir rápidamente áreas vacías de condiciones utilizables. Muy frecuentemente la aptitud para formar estados de vida latente que desarrollan en los ecosistemas sometidos a grandes cambios ambientales, les sirve también en su expansión para formar diásporas particularmente resistentes. Esto y su tolerancia amplia les puede permitir cruzar por encima de áreas de condiciones poco apropiadas. A la inversa, las especies perfectamente integradas en sus ecosistemas, con tasa de multiplicación baja, sólo pueden progresar lentamente en el espacio y, por lo regular, lo hacen formando parte de un tipo de comunidad que avanza como un todo.

Antes se ha dicho que el flujo génico efectivo podía considerarse como el producto de tres factores: tasa de multiplicación \times movilidad \times limitación de la competencia en el nuevo ambiente. En las especies propias de ambientes de características poco maduras, los dos primeros factores tienen valores altos, pero las probabilidades de éxito en la competencia son bajas; ya dijimos que estas especies aprovechaban la *oportunidad*. Las especies más estabilizadas, de nichos ecológicos más maduros, muestran valores bajos en los dos primeros factores, pero una mayor presión de competencia. Ellas avanzan bajo el signo de la eficiencia. En la expansión de las

especies a través del espacio encontramos, como no podía ser menos, un reflejo de las formas que reviste su ocupación de las sucesivas etapas de una sucesión ecológica.

Especies sujetas a selección por prolificidad y pobladoras de ambientes sometidos a intensas fluctuaciones dan un número elevadísimo de diásporas. En un metro cúbico de agua se pueden contar 500.000 huevos del copépodo *Mixodiaptomus laciniatus*, tres millones de efipios del cladóceros *Daphnia magna* y mil millones de esporas de alga verde *Sphaeroplea*. Todos estos gérmenes resisten la desecación y cuando el agua se ha evaporado quedan en forma de partículas fácilmente transportables. Se estima que en una columna atmosférica de 4.200 metros de altura y un kilómetro cuadrado de base existen, por término medio, unos diez millones de animales, principalmente dípteros y coleópteros; los gérmenes u organismos muy pequeños, de menos de 0,1 milímetro, ascienden constantemente con las corrientes de aire locales y conservan su vitalidad, especialmente en los días húmedos en que la radiación ultravioletada es menos intensa. Cuando son asexuados, hermafroditas o partenogénéticos, basta un individuo para iniciar una nueva población. Los animales de 0,1-5 milímetros necesitan ser elevados por vientos fuertes; de esta forma las orugitas pueden viajar hasta 50 kilómetros. Las arañas jóvenes y en los linífidos también los adultos, se auxilian con un largo hilo de seda. Entre los insectos puede tener importancia la dispersión anemohidrócora (Palmén, 1944): son proyectados por el viento sobre el mar o las aguas de los lagos, impulsados sobre ellas y conducidos a nuevas orillas; en estas condiciones los insectos resisten unos cinco días sin morir y pueden ser transportados en pequeños grupos de individuos. De 4.000 coleópteros de la fauna de Fenoscandia, 900 han sido encontrados en estas condiciones. La circulación orientada del medio ambiente, en las corrientes marinas y en el viento (por ejemplo, en los pasos de las montañas) acelera la dispersión en un sentido determinado.

El transporte por el movimiento de masas flúidas puede ir acompañado de cierta selección: en las especies de insectos con polimorfismo alar se transporta una mayor proporción de macrópteros que de braquípteros. A esto se atribuye que en las islas oceánicas, en las altas montañas (en el Kilímandjaro, por ejemplo), o en arroyos y lagos de altura (entre los plecópteros) se verifique una selección inversa, aumentando la proporción de individuos micrópteros en las poblaciones locales.

Incontables organismos dependen de otros para diseminarse. El transporte pasivo de algas por las patas de aves acuáticas ha sido bien comprobado (Foged, Irene Marie, Messikommer). A las migraciones de las golondrinas de mar (*Sterna*) se atribuye la disyunción del quironómido *Podonomus kiefferi*, encontrado en el Canadá



Fig. 5.—Distribución de *Gammarus lacustris* en Europa (según Segerstrale, 1954, con algunas adiciones).

y Estados Unidos, de una parte, y en el extremo meridional de Sudamérica, de la otra (Thienemann), así como la presencia del ostrácodo de origen sudafricano, *Cyprilla haemilis*, en Finlandia (Purasjoki, 1948). Aunque *Gammarus pulex* y *G. lacustris* tienen un significado histórico-geográfico no muy diferente, la segunda especie se encuentra en localidades más disyuntas y apartadas (fig. 5). Esto se

ha atribuído: primero, a que se puede sujetar mejor sobre el plumaje de los ánades, y segundo, a que es más propio de aguas estancadas, más concurridas por dichas aves, mientras que *G. pulex* reside más frecuentemente en aguas corrientes (Seegerstrale, 1954). Diversos ácaros son transportados por dípteros y otros insectos, efipios de cladóceros, gémulas de esponjas y estatoblastos de briozoos por insectos y aves. La flora y fauna de las aguas dulces parece ocupar una posición privilegiada en relación con las facilidades de transporte. Esto se debe al carácter muy poco maduro de sus comunidades, frecuentemente adaptadas a resistir la desecación y a aguantar intensas fluctuaciones ambientales: entonces las especies propias de ellas están automáticamente bien dotadas para una fácil dispersión y, en todo caso, disponen de un elevado número de diásporas.

En las comunidades más maduras el número de gérmenes producidos es muy bajo. Si en su dispersión hallan auxilio por parte de otras especies, éstas pertenecen al mismo ecosistema, de tal manera que, por su elevada integración, aquél se ha de expansionar por entero. Un elevado tanto por ciento de las especies del encinar mediterráneo (*Quercetum ilicis galloprovincialis*) son ornitozoócoras, según Braun-Blanquet, y su dispersión corre a cargo de aves más o menos vinculadas al ecosistema del bosque, en tanto que la vegetación de etapas iniciales o degradadas cuenta con un elevado tanto por ciento de formas que se distribuyen por acción del viento, con la consabida mayor producción de diásporas. Todos los organismos muy especializados tienen modalidades de dispersión que prácticamente la impiden fuera de los ecosistemas idóneos. Esto sube de punto en los parásitos. Basta recordar el divulgado ejemplo de la diseminación de *Dermatobia hominis*, un díptero cuya larva produce miasis y que es transportada de la mosca al huésped por un mosquito.

De la misma manera que hay una relación inversa entre el número de gérmenes producidos y la protección de que gozan, también la hay entre el número de diásporas y la probabilidad que tiene cada una de alcanzar su destino. Posiblemente existe también una presión de selección en el sentido de aumentar las probabilidades de viabilidad de la diáspora a costa de limitar su número.

La rapidez con que puede dilatarse el área de las especies es considerable, a continuación se tabulan unos cuantos ejemplos de velocidades notables:

Especie	Referencia	Grupo	Area	Avance medio aproxim. por año
<i>Elminius modestus</i> .	CRISP (1958)	Cirripedo marino	Australasia-Europa→	19-52 km.
<i>Eriocheir sinensis</i> .	HOESTLAND (1948)	Decápodo agua dulce	(Oriente)-Elba→	30 »
<i>Lepidotarsa decemlineata</i> . . .	SCHILDER (1952)	Coleóptero	Norteam.-Europa→	70 »
<i>Solenopsis saevissima</i>	WILSON-BROWN (1958)	Hormiga	(Sudamérica) Alabama→	10 »
<i>Serinus canaria serinus</i>	SCHILDER (1952)	Pájaro	Europa→N-E	10-23 »
<i>Emberiza aureola</i> .	SCHILDER (1952)	Pájaro	Rusia→WW Europa-	23 »
<i>Sturnus vulgaris</i> . .	SCHILDER (1952)	Pájaro	Norteam.→	43 »
<i>Fiber zibethicus</i> .	SCHILDER (1952)	Roedor	(América)-Checoslov.→	25 »

A menudo, la expansión no se hace uniformemente, sino por medio de islas o avanzadillas que luego van ensanchándose y confluyen con el frente principal de avance (*Solenopsis laevissima*, *Sturnus vulgaris*). Se han observado repetidos ejemplos de expansión rápida, a saltos, como si fuera debida a una multiplicación de cabezas de puente, instaladas, posiblemente, gracias al tráfico marítimo, como en las especies de agua salobre *Mercierella enigmática* (poliqueto) y *Potamopyrgus jenkinsi* (gastropodo) (Bondensen & Kaiser, 1949). De esta forma progresan las especies terrestres que aparecen primero en puertos, como la hormiga argentina *Iridomyrmex humilis* (Skaife, 1955), reconocida en el puerto de Buenos Aires en 1868, en Nueva Orleans en 1891, en Madera, Portugal, California, El Cabo y Chile entre 1905 y 1910, en la Riviera en 1920, en Melbourne, Hawai y Australia entre 1940 y 1950, en Nápoles en 1936 y en Mallorca en 1953.

En la mayor parte de los ejemplos indicados las especies deben

su rápida expansión a la civilización, y más que al transporte involuntario realizado por el hombre, a las consecuencias de la actividad humana, que ha alterado las condiciones naturales, tornándolas más primitivas y facilitando la expansión de formas poco integradas en un ecosistema. Es aleccionadora la falta de ejemplos de rápida dispersión entre las formas que corresponden a nichos maduros y muy integrados.

Este hecho resulta muy importante en el estudio de las relaciones entre evolución, ecología y biogeografía. Mientras tengamos un mosaico de ecosistemas relativamente maduros, las variaciones de las áreas ocupadas por las especies son lentas y ordinariamente se efectúan por todo el ecosistema en bloque. La entrada de una especie en otro ecosistema es un proceso lento, acompañado de una evolución hacia una mayor eficiencia, que permite competir con las especies preexistentes en el nicho dentro del cual se efectúa la invasión. Pero cuando un mosaico de ecosistemas experimenta una regresión y retorna a condiciones menos maduras, automáticamente los nichos se expanden horizontalmente, o en otras palabras, resultan relativamente menos heterogéneos para las especies que pueden ocuparlos y la expansión de éstas puede ser rápida.

En estas condiciones se asegura por lo general una considerable uniformidad genética de sus poblaciones iniciales, que puede ser mantenida si operan nuevas extinciones parciales, recolonizaciones y, en general, movimientos de dirección «horizontal». Volvemos a encontrar el carácter de intensa anfimixis propio de las especies que ocupan nichos poco maduros y que contribuye a su forma especial de evolución, esencialmente dinámica.

Sin embargo, al compás de la expansión son frecuentes cambios menores en la composición genética de las poblaciones. En la hormiga *Solenopsis saevissima* se presenta cierta selección, principalmente en las fases tempranas de la invasión, declinando la importancia de la fase oscura. Se ha considerado como un fenómeno frecuente la eliminación periférica de genes, es decir, la pérdida progresiva de la variabilidad en una especie que avanza (Reinig). En especies polimorfas, se manifiesta con ello la reducción del número de morfos en las localidades de posición periférica (*Sphaeroma*, Hoestland), quizá porque las fluctuaciones en poblaciones pequeñas simplifican el genotipo (fig. 6). No hay que olvidar que la expansión de una especie se hace sobre un mosaico en cuyos distintos puntos las condiciones de selección no son homogéneas. Por otra parte, la comparación de la expansión de una especie con la difu-

sión de las moléculas de un sólido disuelto en un líquido sólo es válida en primera aproximación y en ciertos grupos de organismos con alta organización social y complejas conexiones con el ecosis-

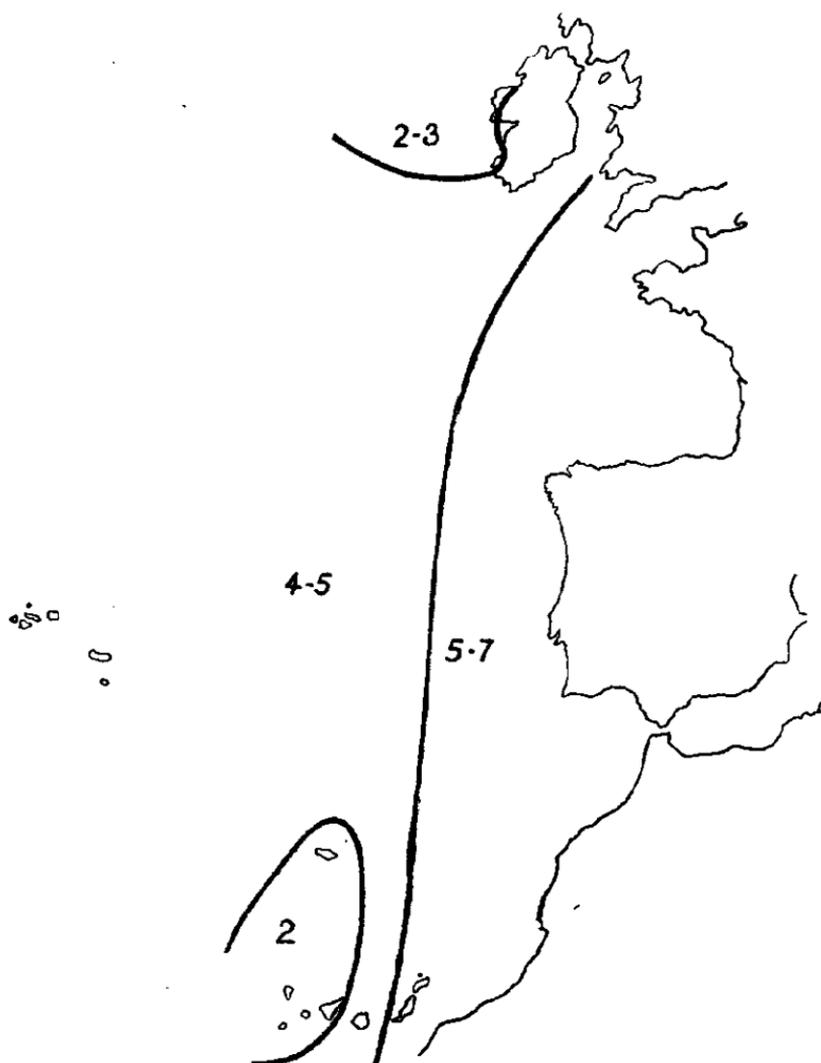


Fig. 6.—Número de morfos presentes en las distintas poblaciones del isópodo *Sphaeroma serratum* de las costas occidentales de Europa, norte de África e islas atlánticas. (Datos de Hoestland.)

tema (aves, por ejemplo) la complicación del problema es mucho mayor. Numerosos aspectos de estos temas han sido tratados en las obras bien conocidas de Mayr, Dobzhansky y otros autores.

Ordinariamente, una especie al avanzar compite con otra que ocupaba el mismo nicho; raramente coloniza un área virgen. *Solenopsis saevissima*, en su expansión por Norteamérica, compite con otras formas de su género, *S. xyloni* resulta eliminada y *S. geminata* sobrevive, pero reduciendo su área y su variabilidad génica (Wilson & Brown, 1958). Acompañe o no una variación genética, lo que muchas veces ocurre es una segregación ecológica: las dos especies enfrentadas, de avanzar, restringen sus nichos en sentido diferente, hasta que no son superponibles. Adoptan, por tanto, nichos distintos, y no opera entre ellas la ley de Gause. La rata parda ha invadido los territorios ocupados antaño por la rata negra, pero entre ambas se ha establecido cierta segregación: la primera es la de los sótanos y las alcantarillas y la segunda la de los desvanes, pudiendo pasar de unos a otros a través de hilos de conducción suspendidos. Algo comparable ha ocurrido en Inglaterra entre la ardilla roja indígena y la ardilla gris importada de Norteamérica. Como es obvio, estas circunstancias influyen sobre la evolución ulterior.

La competencia entre especies de un mismo nicho frena su expansión y tiene mucha mayor importancia en la limitación de las áreas que la existencia de «barreras» naturales, puesto que la mayoría de animales, con tiempo, acaban por salvar las barreras: en algún momento de su historia, con unas relaciones geográficas semejantes a las actuales, los hipopótamos de Africa colonizaron Madagascar y los archivos paleontológicos demuestran que los vertebrados se han movido repetidamente de un lado para otro, sobre la faz de la Tierra, sin que las barreras fueran gran impedimento y más bien siguiendo los cambios que experimentaba la distribución de las diversas características ecológicas.

La importancia de la competencia en el trazado de las fronteras destaca especialmente bien cuando el límite geográfico del área de una especie no tiene en todas partes la misma característica. Son bastantes las especies que en el Norte se muestran mucho más eurioicas que en el Sur, donde aparecen ecológicamente más limitadas, consecuencia de la persistencia de competidores meridionales. El turbelario *Otomesostoma auditivum* en el sur de Europa pasa por estenotermo de agua fría y exigente de una alta concentración de oxígeno; pero en Islandia se encuentra en agua que huele a sulfhídrico y a 22-27° C (Steinböck). Comportamiento parecido manifiestan el filópodo *Branchinecta paludosa*, los *Cyclops* del grupo *abyssorum* y quizá los curculiónidos *Otiiorhynchus arcticus*, amén de otros ani-

males «boreoalpinos». Las especies que compiten intensamente entre sí tienen el carácter de *vicarias* en los ecosistemas respectivos y son muy útiles en la práctica para utilizarlas como características de regiones biogeográficas.

El problema de las *fronteras* ofrece muchos otros aspectos dignos de interés. Es posible comparar cada población o cada unidad de reproducción, o aun el área de cada especie, a una «gota» de líquido. Las moléculas periféricas de una gota quedan sujetas a la cohesión de las otras moléculas sólo por el lado interno, de manera que forman una película o lámina elástica (tensión superficial). A su situación es comparable la de los individuos periféricos de una población, en las bisexuadas, que sólo se cruzan con los del área continua interna y esta dirección unilateral de intercruce puede contribuir a dificultar la diferenciación genética, y con ello impedir la evolución por adaptación a condiciones locales (Mayr, 1954). Sin embargo, cuando la «gota» forma estrangulaciones periféricas (una isla principal que envía pobladores a una serie de islotes situados a su alrededor) la diferenciación de las nuevas poblaciones, como es natural, se produce con mayor rapidez.

La dimensión de la «gota» tiene también importancia bajo otro aspecto. La producción de nuevos individuos es proporcional a la extensión superficial del área (en el agua al volumen) y su difusión hacia el exterior a la longitud de la periferia (respectivamente a la superficie en el agua). La conservación de una población requiere que la pérdida por difusión no exceda a la adición de nuevos individuos. Kierstead & Slobodkin han estudiado las condiciones que esto impone al mantenimiento de una población planctónica. Análogos razonamientos podrían aplicarse a las poblaciones de no importa cuál especie, añadiendo que en las bisexuales, se impone otra condición restrictiva, consistente en las probabilidades de encuentro entre individuos de los dos sexos, relacionada también con la «organización social» de la población.

Las consecuencias genéticas de las dimensiones de la población —y de sus dimensiones mínimas si está sometida a fluctuaciones, de aquí la importancia de éstas, también en este aspecto— han sido estudiadas principalmente por Wright: fundamentalmente en una población pequeña ciertos genes se pierden más fácilmente y otros pueden distribuirse con mayor facilidad: se reduce la reserva de variabilidad y aumentan las probabilidades de divergencia evolutiva entre poblaciones diferentes. La dimensión de las avanzadillas o enclaves de una especie en expansión puede influir decisivamente

en la adopción de especiales modelos de evolución. Las fluctuaciones climáticas pueden afectar especialmente a estas poblaciones fronterizas, que se hallan en un área de competencia intensa. También son influenciadas, como es natural, por cualquier simplificación de los ecosistemas, consecuencia de poca madurez o limitación del espacio en islas.

La manifestación más obvia de las relaciones entre la biogeografía y la evolución consiste en la descomposición de una estirpe que ocupaba un área extensa en una serie de nuevas estirpes un poco diferentes unas de otras. En general se le suele dar el nombre de *aislamiento*. Depende de una serie de condiciones: velocidad con que se suceden las generaciones, intensidad y dirección del flujo génico y limitaciones que sobre el mismo impone la localización de los ambientes idóneos.

La forma de distribución de los ecosistemas, en amplias fajas o en un mosaico irregular influye decisivamente en la forma de evolución. Las especies de nichos muy maduros de comunidades que se distribuyen en forma de manchas pueden llegar a integrar sistemas genéticos diferentes en cada una de las unidades de cría, aun conservando una cierta uniformidad morfológica.

A veces la diferenciación por aislamiento afecta fundamentalmente a caracteres fisiológicos. Es un hecho general que ciertas normas de reacción (consumo de oxígeno, velocidad de bombeo por lamelibranquios, etc.) en relación con la temperatura muestran una diferenciación local que en muchos casos puede tener base genética. Si así ocurre, las observaciones sobre los requerimientos ecológicos de una especie en una parte de su área no se pueden generalizar para toda el área poblada por la misma. Sin embargo, las especies de rápida expansión, como las plagas agrícolas, en cuyo estudio se usan más frecuentemente aquellas extrapolaciones, no parecen haber tenido ocasión de desarrollar una diferenciación fisiológica local, de manera que entonces no se aplica aquella crítica.

Los casos en que la diferenciación trasciende a la morfología han sido plenamente estudiados. Son clásicos numerosos ejemplos de aislamiento en islas (por ejemplo, lagartijas y caracoles de las Pitiusas), lagos y manantiales, y hasta en los distintos valles de una comarca (*Partula* de las islas de la Sociedad; Lundman, 1947). Como es natural, la intensidad de la diferenciación depende de multitud de factores ecológicos, geográficos o adquiridos por la estirpe en su evolución anterior.

Usualmente diferentes factores aparecen combinados. Los *Gam-*

marus de agua dulce típicamente españoles (*G. berilloni*, *G. pungens*, *G. simoni*) muestran una considerable variación morfológica entre sus poblaciones, que contrasta con la mayor uniformidad de, por ejemplo, las de *Gammarus pulex* que se extienden sobre todo Eurasia. Esto no sólo se relaciona con que aquellas formas ibéricas hace más tiempo que están instaladas en el país que *G. pulex*, que tuvo que expandirse —con homogeneidad genética— en el postglacial, sino también a la escasez de masas de agua utilizables como fines de etapa dentro de la Península que entorpece el trasiego de individuos y de genes.

Artemia salina es un crustáceo difundido en las aguas hipertónicas de casi todo el orbe, morfológicamente es muy plástico, resiste grandes variaciones en la salinidad y produce cantidades fabulosas de huevos desecables. Todos estos caracteres dan razón de su plasticidad y cosmopolitismo; pero de hecho existen razas cromosómicas diferentes; en España, por ejemplo, la raza partenogenética se encuentra en las salinas del interior del país y la diploide anfígónica en las del litoral. Esto hace pensar en un polimorfismo con distinto valor adaptativo de los diversos morfos. El género *Branchinecta*, otro crustáceo del mismo grupo y con las mismas facilidades para la dispersión, propio de las aguas esteparias más o menos salinas y alcalinas, muestra, a diferencia de *Artemia*, una escisión en numerosas formas bien separables morfológicamente, que se extienden en el cinturón de regiones áridas del sur de la zona templada boreal, más una especie de distribución disyunta «boreoalpina». Las generaciones más largas que en *Artemia*, la menor densidad de los biótopos disponibles, han podido facilitar la especiación. Si las *Branchinecta* desaparecieran de la mayor parte del área que actualmente ocupan, indudablemente sería posible la colonización del área vacía con las formas supervivientes, pues disponen de medios de diseminación eficaces. Lo que impide la expansión de las especies es la existencia de otras especies vicarias ya instaladas en el área hacia donde se dirige el flujo de dispersión.

Esta última regla es especialmente notoria entre subespecies en las *clines* (Huxley, 1939; Haldane, 1948), gradientes de caracteres en estirpes que se extienden sobre un área muy vasta, en la que las condiciones del medio se modifican gradualmente (fig. 7). Son típicas las *clines* orientadas en el sentido de los meridianos, con diferencias latitudinales de clima, pero no son únicas. Puesto que la intensidad de flujo génico y densidad de las poblaciones no son uniformes sobre toda el área, la descomposición de las *clines* en

«subespecies» o en especies viene dada por la forma de la distribución geográfica y ecológica. Aunque no existiera heterogeneidad ambiental posiblemente también se segregarían en unidades de distinta integración génica, lo mismo que un hilillo de agua sobre una superficie hidrófuga se descompone en una serie de gotas. Sin embargo, bueno es advertir que las investigaciones modernas muestran que se ha abusado en la distinción de subespecies y en suponer más discontinuidades de las que realmente existen, por lo menos entre las aves.

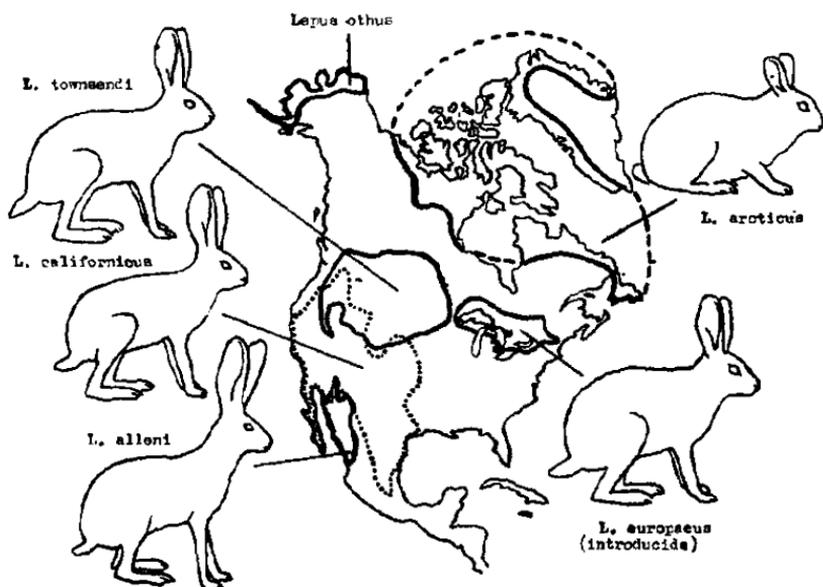


Fig. 7.—Distribución de diversas especies del género *Lepus* en Norteamérica. Por la corpulencia y ciertos caracteres del cuerpo, especialmente el tamaño de las orejas, forman una cline. La liebre, introducida, ocupa un área que es, proximadamente, la que correspondería por sus caracteres, de formar parte de la misma cline. (Datos de Burt & Grossenheider.)

En los límites entre las «subespecies» se presentan los fenómenos típicos de frontera, con disminución de la fertilidad de los híbridos, que reduce el flujo efectivo y corresponde a la edificación de una integración génica distinta de poblaciones limítrofes, por lo demás, de características somáticas parecidas. Cuando se suman presiones de selección contrarias, como pueden ser el color del suelo, el clima, etc., la diferenciación es, naturalmente, más rápida e importante. Aunque la mayoría de las clines tienen sentido geográfico muy sencillo otras se han formado de manera más complicada, a medida que el área de la especie se ha ido dilatando, como en diversas

mariposas o en *Sorex vagrans* (Findley, 1955). En América las clines son más patentes que en Europa, en relación con la disposición de las principales cordilleras, en el sentido de los meridianos en Norteamérica y de los paralelos en Europa. Las glaciaciones han reorganizado las áreas de muchas formas que antiguamente constituían clines (gaviotas, ranas), aumentando la discontinuidad entre las formas actualmente en contacto o simplificando un esquema primitivo.

También especies de gran dispersabilidad presentan clines. Los estudios de Smaragdova (1941, 1944) las han puesto de manifiesto en *Paramecium*, donde las formas de áreas más cálidas tienen unas dimensiones y una reactividad diferente. La posibilidad de infestaciones víricas en estos protozoos que los transforma en «killers», impidiendo la asimilación de determinadas poblaciones de procedencia alejada, establece otro factor suplementario de diferenciación geográfica.

Las reorganizaciones de áreas antiguas pueden poner en contacto especies estrechamente emparentadas que, por no haberse desarrollado en contigüidad, no adquirieron un mecanismo de interesterilidad. El contacto entre formas interfértiles ocurre notoriamente con ocasión de la llamada «hibridización de ambientes», es decir, cuando varias formas adaptadas a condiciones ecológicas distintas se mezclan por uniformizarse éstas y establécense ecosistemas de propiedades nuevas en los que pueden subsistir. Entonces puede facilitarse la invasión de las poblaciones de una especie por genes de la otra, en una hibridación gradual, la llamada *introgresión*, observada en muchas plantas y que se ha pretendido existe también en rotíferos (Peljer) y cladóceros (Lieder) de agua dulce.

Muchos trastornos que conducirían a una introgresión no la producen por la conservación de mecanismos que impiden la hibridación (razas de *Cobitis taenia*, Minamori, 1955, etc.) el más sencillo de los cuales es la falta de coincidencia en las épocas de cría (*Coregonus*). De esta manera pueden reunirse en un mismo ecosistema dos o más formas próximas. En lagos de agua dulce son frecuentes ejemplos que admiten esta explicación (Brooks, 1950).

Cuando viven juntas formas interfértiles muy próximas, se habla de polimorfismo. El *polimorfismo* (Huxley, 1955) aumenta la capacidad de una especie para adaptarse a condiciones cambiantes; es una explotación de la riqueza génica de una población que se

manifiesta con caracteres visibles y discontinuos. Hay polimorfismo con significado estacional, en el que las proporciones entre los distintos morfos varían con el paso de las estaciones (diatomeas, por ejemplo). Otro polimorfismo tiene manifestación geográfica, no sólo en los ejemplos, tan divulgados, de las mariposas miméticas, sino también entre crustáceos (*Sphaeroma serratum*, Hoestland, 1956; *Tisbe reticulata*, y *Jaëra marina*, Bocquet, 1951, 1953) y moluscos (*Cepaea nemoralis*, Cain & Sheppard, 1950; *Bradybaena similis*, Komai & Emura, 1955) y existe seguramente en turbelarios, en cuyas poblaciones se ha reconocido una mezcla de clones cuyas proporciones relativas y cuyas características adaptativas varían (Dahm, 1958). No faltan ejemplos en que las poblaciones aparecen escindidas en grupos de reproducción independiente, en el tiempo, sin una clara manifestación morfológica de la segregación. Esto ocurre con los arenques, con los esturiones del mar Caspio (Gerbolski, 1955) y quizá con la sardina del NW español, y puede ser la base de ulterior divergencia. El foraminífero *Globorotalia truncatelinoides* ofrece un predominio de caparazones con artollamiento siniestro en la cresta central del Atlántico, mientras que los caparazones diestros predominan al este y al oeste de aquel accidente del fondo (Ericson & al., 1954); variaciones semejantes se manifiestan en el tiempo en éste y en otros foraminíferos. Una manifestación frecuente del polimorfismo es la existencia de formas con distinta valencia cromosómica, en cuyo caso se introduce ya un mecanismo utilizable para el aislamiento.

El polimorfismo combina la rigidez de la fenogénesis con la posibilidad de conservar al conjunto de la especie flexible y adaptable a condiciones variables; lo que en otro caso se consigue con la plasticidad del desarrollo, aquí se logra por selección, con multiplicación diferencial de los distintos genótipos disponibles. Con ello se tienen las bases para una diferenciación geográfica del conjunto, por predominio de unos u otros morfos según el área de la especie.

Cuando se presentan morfos con distinto grado de poliploidía es común que los de valencia superior ofrezcan ventaja selectiva en ambientes más fríos (plantas) o menos favorable. En animales, la poliploidía puede ir unida a partenogénesis (*Artemia*, curculiónidos). En los vegetales con alternación de generaciones, la forma haploide y la diploide pueden tener distinta valencia ecológica. En ciertas rodofíceas el espermatófito diploide se desarrolla con ventaja en las aguas más frías. Si cada fase tiene la posibilidad de propagarse vegetativamente, esta situación puede perpetuarse. En tales condi-

manifiesta con caracteres visibles y discontinuos. Hay polimorfismo con significado estacional, en el que las proporciones entre los distintos morfos varían con el paso de las estaciones (diatomeas, por ejemplo). Otro polimorfismo tiene manifestación geográfica, no sólo en los ejemplos, tan divulgados, de las mariposas miméticas, sino también entre crustáceos (*Sphaeroma serratum*, Hoestland, 1956; *Tisbe reticulata*, y *Jaera marina*, Bocquet, 1951, 1953) y moluscos (*Cepaea nemoralis*, Cain & Sheppard, 1950; *Bradybaena similaris*, Komai & Emura, 1955) y existe seguramente en turbelarios, en cuyas poblaciones se ha reconocido una mezcla de clones cuyas proporciones relativas y cuyas características adaptativas varían (Dahm, 1958). No faltan ejemplos en que las poblaciones aparecen escindidas en grupos de reproducción independiente, en el tiempo, sin una clara manifestación morfológica de la segregación. Esto ocurre con los arenques, con los esturiones del mar Caspio (Gerbolski, 1955) y quizá con la sardina del NW español, y puede ser la base de ulterior divergencia. El foraminífero *Globorotalia truncatulinoides* ofrece un predominio de caparazones con arrollamiento siniestro en la cresta central del Atlántico, mientras que los caparazones diestros predominan al este y al oeste de aquel accidente del fondo (Ericson & al., 1954); variaciones semejantes se manifiestan en el tiempo en éste y en otros foraminíferos. Una manifestación frecuente del polimorfismo es la existencia de formas con distinta valencia cromosómica, en cuyo caso se introduce ya un mecanismo utilizable para el aislamiento.

El polimorfismo combina la rigidez de la fenogénesis con la posibilidad de conservar al conjunto de la especie flexible y adaptable a condiciones variables; lo que en otro caso se consigue con la plasticidad del desarrollo, aquí se logra por selección, con multiplicación diferencial de los distintos genotipos disponibles. Con ello se tienen las bases para una diferenciación geográfica del conjunto, por predominio de unos u otros morfos según el área de la especie.

Cuando se presentan morfos con distinto grado de poliploidía es común que los de valencia superior ofrezcan ventaja selectiva en ambientes más fríos (plantas) o menos favorable. En animales, la poliploidía puede ir unida a partenogénesis (*Artemia*, curculiónidos). En los vegetales con alternación de generaciones, la forma haploide y la diploide pueden tener distinta valencia ecológica. En ciertas rodoficeas el espermatófito diploide se desarrolla con ventaja en las aguas más frías. Si cada fase tiene la posibilidad de propagarse vegetativamente, esta situación puede perpetuarse. En tales condi-

ciones, una fase puede presentar diferenciación geográfica que en la otra no se manifiesta. En *Derbesia* (Bernadovicz, 1958) se conoce mayor número de esporófitos que de gametófitos.

El polimorfismo tiene una manifestación peculiar y extrema en aquellos casos en que se ha borrado la posibilidad de distinguir subespecies y sólo puede hablarse de una distribución geográfica independiente de los caracteres, como en los *Triops* (eufilópodos), en los zosterópodos africanos (Moreau, 1957) y quizá en otras aves. Indudablemente el polimorfismo y sus relaciones con la introgresión contribuyen a la caracterización de las modalidades de evolución de las estirpes. En las plásticas la introgresión conduce a poblaciones con amplia anmixis y muy variables y quizá éste sería el caso de las *Bosmina* bálticas estudiadas por Lieder; en las estirpes más estabilizadas, la hibridación ecológica no lleva a una verdadera introgresión sino a la superposición de formas diferentes, que se manifiesta como un polimorfismo más, de consecuencias ecológicas similares a las que derivan de la plasticidad por lo que se refiere a la adaptación de la especie como un todo a condiciones heterogéneas, pero de base genética completamente distinta.

La serie de temas enumerados rápidamente en lo que antecede habrán servido solamente para recordar la complejidad de los problemas que plantea la biogeografía. En sus líneas generales y en relación con su comportamiento geográfico sigue siendo posible clasificar a las estirpes en dos grupos, o, mejor dicho, situarlos entre dos límites extremos y opuestos, que corresponden aproximadamente a las especies plásticas y a las estabilizadas en la evolución, y a las especies de nichos «primitivos» y de nichos «maduros» en ecología. Esta coincidencia puede considerarse como un principio general utilizable en biogeografía.

Las especies plásticas y de nichos primitivos poseen tasas de multiplicación elevada, dispersión fácil y rápida y, a través de los nichos de tipo primitivo que se repiten con notable frecuencia y con caracteres más o menos equivalentes, se pueden dispersar con cierta facilidad. En general tienen áreas amplias, dentro de las cuales se mantiene un notable intercambio génico. Como la mortalidad es elevada, su evolución continúa regida por una rigurosa selección natural que frecuentemente se ejerce sobre la prolificidad.

En el extremo opuesto tenemos las especies normalizadas o estabilizadas, propias de nichos y ecosistemas muy maduros. Su escaso número de descendientes, su longevidad, su limitada disper-

sabilidad fuera de los ecosistemas idóneos, las fragmentan fácilmente en múltiples unidades de cría en las que se hacen sentir las consecuencias del aislamiento, muchas veces derivadas de simples propiedades estocásticas de las poblaciones (efecto Wright, etc.). La diferente integración de los sistemas genéticos, incluso en poblaciones que guardan similitud morfológica, favorece la ulterior diferenciación en un mosaico de especies vicarias. Estas especies son numerosas y son las que gozan tradicionalmente de mayor aprecio entre los biogeógrafos como útiles referencias para distinguir regiones, distritos, etc. El modo de competir en las fronteras con las formas equivalentes es diferente en las especies estabilizadas y en las especies plásticas (compiten por la dominancia) y tal circunstancia no puede dejar de influir sobre la manifestación geográfica de la evolución.

Sorprende la ausencia de principios de validez general en la organización de los seres vivos, que se combina con la capacidad de invención de la vida para crear, reunir y complicar diferentes elementos de mecanismo. Análogamente, la distinción entre ambos grupos de especies en su manifestación geográfica no puede formularse con referencia a cierto carácter de validez absoluta, sino más bien como expresión de una suma ponderada y compleja de características que afectan a la tasa de multiplicación, a la longevidad, a la ontogenia, al grado de integración bioquímica con otros organismos, etc. Los ejemplos citados unas páginas atrás han sido escogidos para presentar consecuencias de combinaciones muy diferentes.

Una ruta de evolución repetidamente seguida conduce a la estabilización, a medida que las estirpes ocupan nichos de carácter cada vez más maduro. La estabilización lleva, naturalmente, a multiplicar las especies, de manera que el número de unidades taxonómicas inferiores localizadas en nichos maduros y áreas limitadas es mucho mayor que el número de especies de dispersión más amplia. Este hecho, en sí baladí, es de señalar, porque da razón de un error muy frecuente en la biogeografía tradicional. El área donde se manifiesta el mayor número de especies de un grupo *no* es verosímil que sea el área del origen de las formas ancestrales y mucho menos cuando se trata de especies estabilizadas. Por el contrario, su punto de partida pudo o puede hallarse en especies más plásticas, propias de nichos más primitivos y que se hayan infiltrado con tal condición en los ecosistemas del área que consideramos.

Traducir las consecuencias de esta afirmación a un lenguaje geográfico equivale a decir que el origen de nuevas estirpes es más

probable en las áreas donde las condiciones son tales que se favorece la formación o la conservación de las especies plásticas. Estas condiciones son, en primer lugar, la existencia de ritmos o fluctuaciones de considerable violencia. Puede encontrarse justificado el punto de vista expuesto ya por Haacke en 1896, pero desarrollado especialmente por Matthew (1915) y Taylor (1934) según el cual las dispersiones de las distintas estirpes de animales terrestres son de tipo centrífugo y habrían partido del hemisferio boreal, por lo menos desde el terciario. Ello es una consecuencia inescapable de la dirección de la sucesión ecológica y de la tendencia a la estabilización de los organismos, que da cierta «asimetría» a la evolución, una forma mitigada de irreversibilidad.

La mayor riqueza de especies en las regiones tropicales, no creo deba interpretarse en el sentido de ser un vestigio de antiguas faunas «gondwanianas» y mucho menos como testimonio de haber sido el centro de origen de numerosas estirpes de vertebrados, sino como el resultado de la extremada madurez que las comunidades han alcanzado bajo un clima relativamente constante, que ha permitido la gradual acumulación de formas procedentes de áreas más fluctuantes. La mayoría de dichas formas ofrecen indicios de su estabilización extremada y de un modo de evolución muy peculiar, con adaptaciones muy precisas, siendo pródigas en ejemplos de mimetismo, simbiosis, toxicidad, etc.

Dentro de cada uno de los grandes biociclos, las especies propias de los ecosistemas o nichos menos maduros suelen ocupar, como es de esperar, áreas más amplias. Las especies planctónicas marinas son más eurícoras que las que viven sobre fondos movedizos y éstas lo son más que las propias de fondos rocosos. Las especies del suelo ocupan, por término medio, áreas más amplias que las especies epigeas de las llanuras cubiertas de vegetación herbácea —a las que son asimilables los cultivos— y las de éstas más que las ligadas al estrato arbóreo en los bosques. Las aguas dulces corrientes son ejemplo de una manifestación espacial de la sucesión, las comunidades que viven aguas arriba son más primitivas o iniciales. En consecuencia es de esperar que las especies de los riachuelos de montaña sean más eurícoras que las que habitan los tramos más inferiores de los ríos, y que las especies más estenócoras se hallen en la fauna bentónica lacustre. También aquí las observaciones confirman en un grado muy notable la expectación teórica.

El ejemplo de los ríos, más que otro cualquiera, nos ofrece la imagen de un sistema de etapas de una sucesión dispuestas de modo

que es muy fácil la evolución de las especies «dejándose llevar por la pendiente». Es casi seguro que un estudio atento de la flora y fauna fluviales permitirá descubrir ejemplos de una estabilización creciente de las especies en este sentido, es decir de aguas arriba a aguas abajo. Entonces, a partir de una sola forma plástica pobladora de los tramos altos de diversos ríos, pueden derivar una multitud de formas estabilizadas en los diversos sistemas fluviales. Moluscos, turbelarios e insectos constituirían probablemente buen material para estos estudios. Modelos comparables se podrían encontrar, sin duda, en otros ecosistemas.

La distribución geográfica de las especies actuales está íntimamente ligada con la distribución pasada y presente de los tipos de ecosistemas. Las vías de dispersión y oportunidades de evolución que resultan de la distribución de los distintos nichos ecológicos en el espacio y en el tiempo han sido más importantes, en la determinación actual de la distribución de los organismos, que las capacidades potenciales de dispersión de éstos y que las condiciones de evolución derivadas de la frecuencia de las mutaciones y de la importancia numérica de las poblaciones. Esta manera de enfrentarse con los problemas de la biogeografía permite desinteresarse hasta cierto punto de las inacabables discusiones sobre conexiones continentales, sean en forma de puentes, sean consecuencia de la deriva de bloques continentales, dedicando una atención preferente a la distribución y a las alteraciones de los climas, responsables, de manera principalísima, de la distribución de los ecosistemas de distintas características y, principalmente, de distinto grado de madurez. No significa esto disminuir la importancia de las clásicas «barreras» (brazos de mar, cordilleras, etc.), especialmente en las áreas de origen reciente, sino que las relaciones más fructíferas entre biogeografía y evolución se pueden encontrar precisamente al investigar el estado de tensión entre sistemas orgánicos en contacto, sean sistemas genéticos compatibles o que algún día fueron compatibles, sean, simplemente, especies de un mismo nicho ecológico.

El desarrollo de la vida sobre la Tierra.

Las propiedades dinámicas de cada ecosistema actúan fatalmente sobre las estirpes que forman parte del mismo, de forma que éstas casi inescapablemente adoptan determinadas reactividades a ulteriores

procesos de selección, adquiriendo con ello cierto ritmo y modalidad en la evolución subsiguiente. Estos fenómenos tienen una manifestación geográfica clara, relacionada fundamentalmente con la distribución de los tipos de ecosistemas y con las características espaciales que condicionan el contacto —y presión— entre formas genéticamente compatibles y también entre ecológicamente competidoras.

En evolución, en ecología y en biogeografía es posible reconocer una gradación entre los tipos de especies, según tres escalas que son aproximadamente paralelas: 1) la que va de la plasticidad a la estabilización en evolución; 2) la que conduce de nichos o comunidades iniciales a las maduras en ecología, y 3) la que lleva de las especies de amplia distribución y dispersabilidad a las endémicas en biogeografía. El mismo contraste se manifiesta en especies asexuadas, que forman una proporción notabilísima de todas las plantas y animales, que en las especies dotadas de todos los mecanismos genéticos que lleva consigo la reproducción sexual, y que son los que han merecido una atención especial de la genética.

En este punto de resumir en breves frases los comentarios de los apartados anteriores, nace la tentación irrefrenable de meterse en cercado ajeno, que se puede excusar con el deseo de tender un puente para relacionar la imagen presentada en las páginas que preceden con la imagen que ofrece la investigación paleontológica, mucho más rica en documentos que atestiguan la marcha de la evolución.

No es difícil llegar a admitir que un gran número de series filogenéticas excelentemente documentadas por restos fósiles, sugeridoras de direcciones de evolución inexorablemente lineares se pueden aceptar como ejemplos de evolución estabilizadora, con progresiva especialización y restricción de la valencia ecológica y del área geográfica de las especies. Los fenómenos que acompañan a la estabilización de la estirpe —explicable por la genética actual—, con su especialización ecológica y su subdivisión en formas geográficas, corresponden el concepto de ortogénesis en su sentido más generoso.

Mucho más interesantes son otras modalidades de evolución que conducen a la aparición de estirpes realmente nuevas, cuyos orígenes quedan frecuentemente borrados, por la relativa escasez de documentos, que contrasta con la verdadera prodigalidad con que están sembrados los restos fósiles de estirpes más y más especializadas. Esto no obedece solamente a la elevada representación numérica que alcanzaron sus representantes, sino también, y ello en

grado no pequeño, a que ciertas comunidades maduras son particularmente aptas a producir las condiciones conducentes a la preservación de sus propios restos (yacimientos de hulla). La multiplicación de especies en un grupo (estabilizadas, «maduras» y estenócoras), representadas por un gran número de individuos, su «explosión», es posterior, como saben los paleontólogos, al origen de este mismo grupo.

Se puede especular, de acuerdo con puntos de vista exteriorizados por unos y otros autores, que las estirpes «nuevas» se originan con formas que han de poseer características como las que atribuíamos a las especies plásticas, de comunidades poco maduras y de gran dispersabilidad. ¿En qué ocasiones y cómo pueden aparecer estas estirpes prometedoras en la superficie del globo?

En lo que se refiere a condiciones ecológicas y geográficas, las consideraciones de las páginas precedentes conducen a aceptar como más favorables a su origen las áreas sometidas a fluctuaciones y a la vez de condiciones uniformes sobre una gran extensión, particularmente cuando el advenimiento de estas características ha eliminado a antiguas estirpes especializadas, estabilizadas, incapaces de volver atrás.

Queda la segunda pregunta: ¿Quiénes son los capaces de «volver atrás»? La mayor parte de las modalidades de evolución que han sido estudiadas corresponden a la estabilización de las estirpes. Plastificar una estirpe requiere medios de evolución no poco frecuentes, pero sí menos conocidos. Las alteraciones filogenéticas de la ontogénesis pasan a ocupar el primer plano.

El camino más seguido parece consistir en un gran aumento de la prolificidad, con mortalidad elevadísima de los individuos a partir de cierta edad, hasta el punto que las formas seniles dejan de tener importancia en la selección, que se encamina a la reelaboración de un material «juvenil». La curva de supervivencia se modifica, transformándose en la de una especie propia de nichos menos maduros. La simple detención del crecimiento (peces) es una manera de esquivar la especialización. El aumento del número de descendientes en una fase juvenil puede ir asociado a la reproducción asexual o partenogenética (cladóceros).

La importancia de la *neotenia* en la evolución ha sido destacada por diversos autores (De Beer, etc.) y es evidente en el origen de formas secundariamente adaptadas a ambientes de tipo primitivo, como en los cladóceros y en las apendicularias del plancton. Se ha

pensado seriamente en la posibilidad que los copépodos sean decápodos neoténicos. La continuación de esta línea de pensamiento nos lleva a conceder beligerancia a las hipótesis de muchos evolucionistas que colocan «cabeza abajo» a segmentos notables del árbol de complicación morfológica (por ejemplo, suponiendo a los celentéreos derivados de los turbelarios y a éstos, en último término, de los anélidos). No es que el «rejuvenecimiento» de las estirpes antes de emprender nuevas vías de evolución se pueda considerar como una justificación plena de estos puntos de vista, pero sí como motivo para creer relativamente frecuente, en unos y otros grupos, cierto retorno en la línea de evolución, desandar un trozo que permita seguir con más bríos por nuevos caminos. El retroceso se consigue mediante una supresión de etapas adultas, que serán reemplazadas más tarde por otras nuevas, cuando la inevitable estabilización se apodere de la estirpe rejuvenecida.

No debe rechazarse la posibilidad de plastificación por filtros selectivos fluctuantes, constituidos por ciclos climáticos eficaces o nacida de la proximidad espacial —y genética— de poblaciones vivientes en condiciones algo distintas.

Las peculiarísimas características de la ascendencia humana nos presentan a nuestra estirpe como notablemente reacia a la estabilización, con un marcado contraste respecto a los actuales antropomorfos. El hombre constituye, y posiblemente siempre constituyó, una especie eurícara con compatibilidad genética y notable flujo génico entre poblaciones de distinta ecología, de morfología relativamente afectable por las condiciones ambientales, incluyendo en ellas la civilización con sus diferencias, capaz de luchar, auxiliado por una civilización propagable, contra los factores de selección estrechamente local que conducirían a la estabilización, con predominio de la reflexión sobre la vida instintiva e inconsciente, y con desarrollo indiscutiblemente neoténico. La civilización, directamente o indirectamente, a través de alteraciones del medio ambiente, ha abierto un nuevo camino de selección, en relación con la acción morfogenética del nuevo ambiente cultural (Waddington, 1959 a).

La reacción del hombre sobre el ambiente vuelve a los ecosistemas hacia un estado menos maduro, en el que le resultan más explotables. De esta forma el hombre influye más o menos directamente sobre todos los ecosistemas y sobre la evolución de las especies, perjudicando a las muy estabilizadas, y en un sentido plastificante, particularmente notorio en los seres sometidos a intensa domesticación.

BIBLIOGRAFIA (*)

- Alpatov, W. W.: *A basic principle governing the changes in organisms under the action of external factors*. NATURE, 164: 54-55 (1944).
- Baldwin, J. M.: *A new factor in evolution*. AMER. NAT., 30: 441-451 (1896).
- *Development and evolution*. Macmillan Co., New York, 395 págs. (1902).
- Bernadowicz, A. J.: *Ecological isolation and independent speciation of the alternate generations of plants*. BIOL. BULL., 115: 323 (1958).
- Bocquet, C.: *Recherches sur le polymorphisme naturel de Jaëra marina (Fabr.) (Isopodes Asellota)*. ARCH. ZOOL. EXPER. ET GENER., 90: 189-451 (1953).
- Bondensen, P., y E. W. KAISER: *Hydrobia (Potamopyrgus) jenkinsii Smith in Denmark illustrated by its ecology*. OIKOS, 1: 252-281. (1949).
- Bonner, J. T.: *The evolution of development*. Cambridge Univ. Press. (1958).
- Braun-Blanquet, J.: *La chênaie d'yeuse méditerranéenne (Quercion ilicis)*. COMM. STA. INTERN. GÉOB. MÉDIT. ET ALPINE, 45: 1-147 (1936).
- Bray, J. R.: *Notes toward an ecologic theory*. ECOLOGY, 39: 770-776 (1958).
- Brooks, J. L.: *Speciation in ancient lakes*. QUART. REV. BIOL., 25: 30-60; 131-176 (1950).
- Burt, W. H., y R. Ph. Grossenheider: *A field guide to the mammals*. The Riverside Press. Cambridge, Mass. 200 págs. (1952).
- Cain, A. J., y P. M. Sheppard: *Selection in the polymorphic land snail Cepaea nemoralis*. HEREDITY, 4: 275-294 (1950).
- Clements, F. E.: *Nature and structure of the climax*. JOURN. ECOL., 24: 253-284 (1936).
- Crisp, D. J.: *The spread of Elminius modestus Darwin in North West Europe*. J. MAR. BIOL. ASSOC. U. K., 37: 483-520 (1958).
- Dahm, A. G.: *Taxonomy and ecology of five species groups in the family Planariidae (Turbellaria Tricladida Paudicca)*. Nya Litografen, Malmö, 241 págs. (1958).
- Dansereau, P.: *Os planos da biogeografia*. REV. BRASILEIRA GEOGR., 8: 189-210 (1946).
- *Biogeography, an ecological perspective*. The Roland Press Co., New York, 394 págs. (1957).
- Darlington, C. D.: *Natural populations and the breakdown of classical genetics*. PROC. ROYAL SOC., BIOL. SC., 145: 350-364 (1956).
- Darlington, C. D.: *The evolution of genetic systems*, Cambridge (1939).
- Darlington, Ph. J.: *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 675 págs. (1957).
- Darwin, Ch.: *The origin of species by means of natural selection*. J. Murray, London, 432 págs. (1897).
- De Beer, G.: *Embryos and ancestors*. Oxford Univ. Press, 108 págs. (1940).

(*) Se incluyen trabajos de interés general y que han sido tenidos en cuenta en la preparación de este artículo, aun cuando no se citen concretamente en un lugar determinado del texto. En lo posible, se han procurado seleccionar publicaciones recientes y que, a la vez, proporcionen buena información para encontrar más copiosa bibliografía.

- Dobzhansky, Th.: *Genetics and the origin of species*. Columbia Univ. Press., 364 págs. (1937). (Hay edición española de 1955, Revista de Occidente, Madrid.)
- Elsasser, W.: *The physical foundation of Biology*. Pergamon Press, London, New York, Paris, Los Angeles, 219 págs. (1958).
- Ericson, D. B.; G. Wollin & J. Wollin: *Coiling direction of Globorotalia truncatulinoides in deep-sea cores*. DEEP-SEA RESEARCH, 2: 152-158 (1954).
- Findley, J. S.: *Speciation of the wandering sharrow*. UNIV. KANSAS PUBL., MUS. NAT. HIST., 9 (1): 1-68 (1955).
- Fisher, R. A.: *The genetical theory of natural selection*. Oxford Clarendon Press, 272 págs. (1930).
- Foged, N.: *Diatoméer, indslæbt med mellenskarv, Phalacrocorax carbo sinensis*. BOT. TIDSSKRIFT, 50: 63-74 (1957).
- Friedrich, H.: *Materialien zur Frage der Artbildung in der Fauna des marinen Pelagials*. VEROFF. INST. F. MEERESF. BREMERHAVEN, 3: 159-189 (1955).
- Friedrich, H.: *A definition of ecology modern thoughts about basic concepts*. ECOLOGY, 39: 154-159 (1958).
- Gause, G. F.: *Problems of Evolution*. TRANS. CONN. ACAD. ARTS & SCI., 37: 17-68 (1947).
- Gerbil'skii, N. L.: *Biological races of Caspian sturgeons*. SYSTEMS. ZOOI., 4: 83-92 (1955).
- Haldane, J. B. S.: *The theory of a cline*. JOURN. GENETICS., 48: 277-284 (1948).
- Hawkins, H. L.: *Earth movements and organic evolution. Introduction*. INTERN. GEOL. CONGRESS GR. BRIT. 1948, XII: 5-6 (1950).
- Henbest, L. G., etc.: *Distribution of evolutionary explosions in geologic time. A Symposium*. J. PALEONT., 26: 298-394 (1952).
- Heuts, M. J.: *On the mechanism and the nature of adaptative evolution*. SUPPL. LA RICERCA SCIENTIFICA, 35-44 (1949).
- Hoestland, H.: *Recherches sur la biologie de l'Eriocheir sinensis en France*. ANN. INST. OcéANOGR., 24: 1-116 (1948).
- *Examen de populations de Sphaeroma serratum sur les côtes de la Péninsule Ibérique*. C. R. ACAD. SC., PARIS, 243: 1561-1563 (1956).
- HOVASSE, R.: *Adaptation et evolution*. Actual. Sc. & Industr., núm. 1.119, Hermann & Cie, Paris, 138 págs.
- Huxley, J. S.: *Clines: an auxiliary method in taxonomy*. BIJDR. DIER., 27: 491 (1939).
- *Morphism and evolution*. HEREDITY, 9: 1-52 (1955).
- Jacobson, H.: *Information, reproduction and the origin of life*. AMERICAN SCIENTIST, 43: 119-127 (1955).
- Kalela, O.: *Zur Ausbreitungstendenz der Tiere*. ANNAL. SOC. VANAMO, 10 (3): 1-23 (1944).
- Kierstead, H., & L. B. Slobodkin: *The size of water masses containing plankton blooms*. J. MAR. RES., 12: 141-147 (1953).
- Kirpichnikov, V.: *The problem of non-hereditary adaptative modifications (coincidents, or organic selection)*. J. GENETICS, 48: 164-175 (1947).
- Komai, T., & S. Emura: *A study of population genetics on the polymorphic land snail Bradybaena similis*. EVOLUTION, 9: 400-418 (1955).

- Kurten, B.: *Population dynamics and evolution*. EVOLUTION, 8:75-81 (1954).
- Lieder, U.: *Introgressive Hybridisation als Evolutionsfaktor bei den Gattungen Bosmina und Daphnia (Crustacea, Cladocera)*. NATURWISSENSCHAFTEN, 43:207 (1956).
- Lindroth, C.: *Faunal connections between Europe and North America*. Stockholm-New York (1957).
- Lukin, E. J.: *On the causes of substitution of modifications by mutations in the process of organic evolution from the viewpoint of the theory of natural selection*. TRANS. KHARKOV UNIV., 6:199-209 (1936).
- Lundman, B.: *Maps of the racial geography of some Partulae of the Society Islands*. ZOOL. BIDR. UPPSALA, 25:517-533 (1947).
- Margalef, R.: *Importancia de la neotenia en la evolución de los crustáceos de agua dulce*. P. INST. BIOL. APL., 6:41-51 (1949).
- *La base actual de la biogeografía*. ARBOR (66-67), 408-424 (1951).
- *Temperatura, dimensiones y evolución*. P. INST. BIOL. APL., 19:13-94 (1955).
- *Mode of evolution of species in relation to their places in ecological succession*. XVTH INTERN. CONGRESS ZOOL., X (17), 3 págs. (1958).
- Mathew, W. D.: *Climate and evolution*. ANNALS N.Y. ACAD. SCI., 24:271-318 (1915).
- MAYR, E.: *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press, New York, 334 págs. (1944).
- *Change of genetic environment and evolution*. EVOLUTION AS A PROCESS, 157-180. George Allen & Unwin, London (1954).
- *The Species problem. A Symposium*. AMER. ASS. ADV. SCI., Washington, 395 págs. (1957).
- Menitskii, D. N.: *Cybernetics in biology*. BIOPHYSICS, 2 (2) (1957).
- Messikommer, E.: *Untersuchungen über die passive Verbreitung der Algen*. REVUE D'HYDROL., 9:310-316. (1943).
- Millot, P.: *Le continent de Gondwana et les méthodes de raisonnement de la biogéographie classique*. ANNAL. SC. NAT., ZOOL., 11 s., 15:185-219 (1954).
- Minamori, S.: *Physiological isolation in Cobitidae, IV*. JAP. J. ZOOL., 12:89-104 (1956).
- *Physiological isolation in Cobitidae, V, VI*. J. SC. HIROSHIMA UNIV. B. DIV. 1, 17:55-119 (1957).
- Moreau, R. E.: *Variation in the western Zosteropidae (Aves)*. BULL. BRIT. MUS., ZOOL., 4 (7):311-433 (1957).
- Morgan, C. Ll.: *Animal behaviour*. E. Arnold, London, 344 págs. (1900).
- Nicholson, A. J.: *Population oscillations caused by competition for food*. NATURE, 165:476-477 (1950).
- Odum, H. T., & R. C. Pinkerton: *Time's speed regulator: The optimum efficiency for maximum power output in physical and biological systems*. AMERICAN SCIENTIST, 43:331-343 (1955).
- Osborn, H. F.: *The limits of organic selection*. AMER. NAT., 31:944-951 (1897).
- Palmén, E.: *Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeographischer Faktor, mit besonderer Berücksichtigung der baltischen Ein-*

- wanderungsrichtung als Ankunfsweg der fennoskandischen Käferfauna. ANNAL. ZOOL. VANAMO, 10 (1): 1-259 (1944).
- Peljer, B.: Introgression in planktonic Rotatoria with some points of view on its causes and conceivable results. EVOLUTION, 10: 246-261 (1956).
- Price, J. L.: Cryptic speciation in the vermalis group of Cyclopididae. CANAD. J. ZOOL., 36: 285-303 (1958).
- Pringle, J. W. S.: On the parallel between coarining and evolution. BEHAVIOUR, 3: 174-215 (1951).
- Purasjoki, K. J.: *Cyprilla humilis* G. O. Sars, an interesting Ostracod discovery from Finland. SOC. SC. FENNICA, COMM. BIOL., 10 (3): 1-7 (1948).
- Reinig, W. F.: *Elimination und Selektion*. Jena, 146 págs. (1938).
- Rensch, B.: *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Ferdinand Enke, Stuttgart, 407 págs. (1947).
- Savile, D. B. O.: Known dispersal rates and migratory potentials as clues to the origin of the North American Biora. AMER. MIDL. NAT., 56: 434-453 (1956).
- Schilder, F. A.: *Einführung in die Biotaxonomie (Formenkreislehre)*. Gustav Fischer, Jena, 162 págs. (1952).
- Schmalhausen, I. I.: *Factors of Evolution (The theory of stabilizing selection)*. The Blakiston Co., Philadelphia-Toronto, 327 págs. (1949).
- *Regulating mechanism of evolution*. ZOOLOG. ZHURNAL, 37: 1291-1306 (1958).
- Schmidt, K. P.: *Evolution, Succession and Dispersal*. AMER. MIDL. NAT., 33: 788 (1945).
- Segetstrale, S. G.: *The freshwater amphipods Gammarus pulex (L.) and Gammarus lacustris G. O. Sars, in Denmark and Fennoscandia*. SOC. SCI. FENNICA, COMM. BIOL., 15 (1): 1-91 (1954).
- Simpson, C. G.: *Tempo and mode in evolution*. Columbia Univ. Press, New York, 237 págs. (1944).
- *Evolution and Geography*. Oregon State Syst. Higher Educat., Eugene, Oregon (1953).
- Skaife, S. H.: *The Argentine ant*. TRANS. ROYAL SOC. SOUTH AFRICA, 34: 355-377 (1955).
- Smaragdova, N. P.: *Geographic variation in Paramecium*. ZHURN. GEN. BIOL., 2: 71-84 (1941).
- *Studies on natural selection on protozoa, VI. On the origin of geographic variation in protozoa*. ZOOLOG. ZHURNAL, 23: 26-28 (1944).
- Steinböck, O.: *Eigenheiten boreoalpiner Tierverbreitung*. MEM. IST. ITAL. IDROBIOL., 1: 129-143 (1942).
- Taylor, G.: *The ecological basis of anthropology*. ECOLOGY, 15: 223-242 (1934).
- Thienemann, A.: *Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas*. Schweizerbartsche Verlagsbuchh., Stuttgart, 809 págs. (1950).
- Thorson, G.: *Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates*. MEDD. KOMM. HAVUNDERSG. KBH. PLANKTON, 4 (1): 1-523 (1946).
- Utida, S.: *On the equilibrium state of the interacting population of an insect and its parasite*. ECOLOGY, 31: 165-175 (1950).

- Vandel, A.: *La parthenogenèse géographique. IV. Polyploidie et distribution géographique*. BULL. BIOL. FRANCE BELGIQUE, 74: 94-100 (1940).
- Volterra, V.: *Variazioni e fluttuazioni nel numero d'individui in specie animali conviventi*. MEM. ACAD. LINCEI, s. 6, 2: 31-113 (1926).
- Waddington, C. H.: *Canalization of development and the inheritance of acquired characters*. NATURE, 150: 563-565 (1942).
- *Epigenetics and evolution*. SYMP. SOC. EXP. BIOL., VII, CAMBRIDGE, 7: 186-199 (1953 a).
- *La evolución de las adaptaciones*. ENDEAVOUR (ed. española), 12. 134-139 (1953 b).
- *The strategy of genes. A discussion of some aspects of theoretical biology*. Macmillan Co., New York. 262 págs. (1958).
- *Evolutionary systems. Animal and human*. NATURE, 183: 1634-1638 (1959 a).
- *Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters*, NATURE, 183: 1654-1655 (1959 b).
- Wallace, A. R.: *The geographical distribution of animals*. London, 503+607 págs. (1876).
- Warming, E. & P. Graebner: *E. Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*, tercera edición, Berlín (1918).
- Weismann, A.: *Vorträge über Deszendenztheorie*. Gustav Fischer, Jena, 342+354 págs. (1913).
- Wilson, E. O., & W. L. Brown: *Recent changes in the introduced population of the fire ant, Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). EVOLUTION, 12: 211-218 (1958).
- Wright, S.: *The statistical consequences of mendelian heredity in relation to speciation*. THE NEW SYSTEMATICS, ed. Huxley, Oxford Univ. Press, 161-183 (1940).
- *Adaptation and selection*. GENETICS, PALEONTOLOGY AND EVOLUTION, ed. Jepsen, Simpson & Mayr, Princeton Univ. Press, 365-389 (1949).
- Young, J. Z.: *Memory, Heredity and Information*. EVOLUTION AS A PROCESS, ed. Huxley, Hardy & Ford, G. Allen & Unwin, London, 281-299 (1954).