

COMENTARIO

Morfología, comportamiento y macroevolución

Morphology, behaviour and macroevolution

ALDO I. VASSALLO

Depto. de Biología, FCEyN, Universidad Nacional de Mar del Plata, Casilla de Correo 1245, (7600)
Mar del Plata, Argentina

RESUMEN

En biología evolutiva existe una controversia respecto a los mecanismos que originan discontinuidades morfológicas importantes entre grupos de organismos, esto es sobre el origen y la evolución de taxa por sobre el nivel de especie. El origen de nuevos *bauplan* —macroevolución— requiere usualmente el acoplamiento entre las modificaciones morfológicas o estructurales y los cambios de comportamiento de los animales. El comportamiento animal ayudaría a la cohesión e integración del fenotipo durante la emergencia de un nuevo *bauplan*. En este trabajo se discute el papel del comportamiento animal en la evolución, en dos niveles de organización de la materia viva. A nivel del individuo, el comportamiento debería promover la generación de variabilidad durante la ontogenia, a través de la integración y coadaptación de las modificaciones estructurales o novedades morfológicas. A nivel de la población, el comportamiento influye en la fijación de la variabilidad genética, mediante la generación de nuevas presiones de selección asociadas a cambios de nicho ecológico. Así, estarán mejor ajustados a su ambiente —y por consiguiente tendrán un mayor *fitness*— aquellos organismos que posean variantes acordes al nuevo modo de explotación del medio. Esta hipótesis sobre el papel del comportamiento en la evolución permite relacionar causalmente los procesos de cambio a nivel ontogenético y los procesos de cambio a nivel filogenético. Si los cambios filogenéticos están encauzados —impulsados a través de líneas establecidas— por las características del programa de desarrollo, uno de los factores principales en la atenuación de las restricciones sobre la variación es la flexibilidad que presenta el comportamiento.

Palabras clave: Evolución, comportamiento, encauzamientos del desarrollo, ontogenia, filogenia.

ABSTRACT

In evolutionary biology, the mechanisms that account for the emergence of bizarre morphological discontinuities among taxa, i.e., the origin and evolution of taxa above species, are controversial. The origin of new *bauplans* —macroevolution— usually requires morphological or structural modifications coupled to behavioral changes. Here, I discuss the role of animal behavior in evolution at two different levels of life organization. At the organismal level, behavior induces the generation of variability during ontogeny through the integration and coadaptation of structural modifications or morphological novelties. At the population level, behavior leads to the fixation of variability, through the generation of new selection pressures associated to niche shifts. A great ecological performance (or fitness) can be expected in those individuals with modifications in agreement with the new exploitative system. In this perspective, ontogeny and phylogeny can be viewed as two causally related events. Behavioral flexibility could be an important factor attenuating the constraints imposed on phylogenetic trends by the developmental program.

Key words: Evolution, behavior, developmental constraints, ontogeny, phylogeny.

INTRODUCCION

Se han realizado numerosos esfuerzos para presentar la evolución orgánica de forma unificada o sintética (Huxley, 1942; Dobzhansky et al., 1977; Eldredge, 1985; Reig, 1983; Gould, 1980; 1982). Sin embargo, existen en la comunidad científica variadas controversias respecto a algunos problemas evolutivos. Por ejemplo el papel de las mutaciones y de la selección natural en la evolución; neutralismo vs. seleccionismo; gradualismo vs. saltacionismo; azar

vs. determinismo; especiación alopátrida vs. especiación simpátrida; microevolución vs. macroevolución. Dos puntos de vista que se diferencian en aspectos teóricos y metodológicos están sustentados por morfólogos-embriólogos y ecólogos-genetistas de poblaciones (Wake, 1982). Estos dos grupos disciplinarios no se han podido poner de acuerdo respecto al surgimiento de los taxones de rango superior al de especie (macroevolución). En general, se denomina macroevolución al proceso responsable del surgimiento de los

taxones de rango superior (es decir, sobre el nivel de especie), en contraste con la microevolución, que se centra en comprender el origen de las diferencias subespecíficas, raciales o ecogeográficas (Stanley, 1979). En biología evolutiva, esta dicotomía comienza a posteriori de la obra de Goldschmidt (1940), permanece parcialmente encubierta durante el surgimiento y auge del neodarwinismo (años 1950-1960) y resurge en los trabajos de Lewis (1966), Eldredge & Gould (1972), Wilson et al. (1975), entre otros. La perspectiva neodarwinista —sostenida mayoritariamente por ecólogos y genetistas de poblaciones— supone que la acumulación progresiva y gradual de cambios conduce a divergencia filogenética. De esta forma, los grupos de organismos devienen progresivamente distintos, pudiéndose clasificar en géneros, familias, etc. Otros evolucionistas creen que la macroevolución no es una simple extrapolación de la microevolución, y ponen en duda la “omnipotencia” del programa adaptacionista (Gould & Lewontin, 1979).

Cuando se define macroevolución como el proceso responsable del surgimiento de los taxones de rango superior, se está utilizando un lenguaje metafórico. De hecho, sólo nuevas especies “surgen”, ya que la especie es el único taxón que posee status ontológico (Eldredge & Cracraft, 1980, p. 249-250). La macroevolución da cuenta de la emergencia de discontinuidades morfológicas importantes entre las especies, razón por la cual nosotros —*Homo sapiens*— las clasificamos como grupos marcadamente diferenciados, es decir, pertenecientes a unidades taxonómicas distintas y de alto rango. En los mecanismos que explican el surgimiento de estas discontinuidades es que las diferentes concepciones y aproximaciones disciplinarias se contraponen.

Este trabajo representa un intento por encontrar la raíz de la controversia entre morfólogos-embriólogos por un lado, y ecólogos-genetistas de poblaciones, por el otro. El problema se aborda desde un punto de vista epistemológico. Por otra parte, se revisan aspectos del comportamiento de los animales, discutiéndose su posible pa-

pel acelerador en el proceso evolutivo. Se propone al comportamiento como posible elemento conceptual de unificación de los distintos puntos de vista acerca de la evolución.

¿Son posibles los saltos evolutivos?

Hasta no hace mucho, no existían evidencias de tipo genético que soportaran la hipótesis de los saltos evolutivos. El desarrollo reciente de las técnicas de ADN recombinante ha permitido obtener una imagen distinta del genoma. Uno de los avances más destacables es el descubrimiento de porciones de ADN altamente repetitivo no codificante, en algunos casos móviles —transposones— con función reguladora sobre secuencias codificantes. La visión “horizontal” de los genes como cuentas en una cuerda, ha dado paso a la idea de una estructura jerárquica del genoma, con genes que regulan la expresión de otros genes durante la ontogenia (Lewis, 1991). Se han descubierto complejos de genes que regulan el desarrollo en *Drosophila*, el “complejo bitorácico” (BX-C) y el “complejo antenapedia” (ANT-C), que poseen parientes en los vertebrados, incluso en humanos. El complejo homeótico (HOM-C) de los invertebrados y el homeobox (Hox) de los vertebrados presentan un marcado paralelismo en su función. Su presencia en grupos filogenéticamente tan distantes puede ser el resultado de una convergencia evolutiva, aunque podría ser un caso de conservatismo evolutivo (Holland et al., 1992).

Los avances en biología molecular fueron incorporándose progresivamente a la teoría evolutiva. Por ejemplo, Rose & Doolittle (1983) revisaron la evidencia existente acerca de diversos mecanismos moleculares implicados en el surgimiento de barreras de aislamiento reproductivo. El mecanismo de reengarce genómico depende de ADN repetitivo no codificante con función reguladora, cuya posición y secuencia afecta en forma compleja las vías de desarrollo. Por esta razón, este mecanismo puede generar, a la par de aislamiento reproductivo, cambios morfológicos importantes. Este modelo de especiación es

“goldschmidtiano”, ya que asume que los grandes cambios evolutivos requieren algo más que la gradual acumulación de mutaciones que afectan a genes simples (Rose & Doolittle, 1983).

La revisión de Syvanen (1984) muestra la importancia que adquieren los transposones en el origen de la variabilidad genética. Por un lado, los transposones inducen mutaciones que, en un solo paso, producen efectos importantes y complejos en los procesos de regulación génica, resultando en lo que suele denominarse macromutación. Por otro, los transposones tienen la capacidad de moverse rápidamente a través de una población grande, haciendo tambalear la noción de que este tipo de población es resistente al cambio genético y la evolución.

En síntesis, los impactos más significativos de la biología molecular sobre la visión del genoma y el proceso evolutivo son:

i) El material genético es versátil, su reorganización un proceso común, importante en el origen de la variabilidad genética y en el aumento de la complejidad de los organismos (ver Ohta, 1992). La visión de los organismos como pasivos “resumideros” (*sinks*) de variabilidad, va dejando paso a una visión que los considera fuentes de la misma (ver por ejemplo las evidencias existentes sobre variabilidad interindividual en *Spalax*, Nevo et al., 1988). Esto último, en particular, a la luz del rol postulado para los elementos transponibles en evolución (Syvanen, 1984; Cairns et al., 1988).

ii) El genoma presenta una estructura jerárquica, con grupos de genes reguladores que controlan, durante la ontogenia, los rasgos básicos de la organización de los individuos. Esto ha hecho reconsiderar las ideas pioneras de Goldschmidt (1940) sobre mutaciones sistémicas que dan origen a novedades y saltos evolutivos (ver Reig, 1987; Rose & Doolittle, 1983).

II Diferentes puntos de vista acerca de un único proceso

El punto de vista de la embriología-morfología evolutiva.- Los embriólogos-morfólogos, abocados a problemas evolutivos, sostienen que la ontogenia determi-

na, restringe o encauza las direcciones del cambio evolutivo. Estas direcciones presentan distintas probabilidades de realización, dependientes de los encauzamientos (*constraints* en inglés) impuestos por el programa de desarrollo, al que se define como el conjunto de factores genéticos y epigenéticos que determinan la secuencia de eventos temporal y causalmente ordenados que constituyen la ontogenia de un organismo (Alberch, 1982; Müller & Wagner, 1991). Debe señalarse respecto a la palabra *constraint* que su significado semántico es ambiguo en inglés (restringir - impulsar). Paradójicamente también es ambigua la visión que los evolucionistas tienen del desarrollo y su efecto sobre la variabilidad fenotípica (la limita, aunque también la promueve; ver Gould, 1989 y citas allí). Gould (1989, p. 518) propone una definición positiva para *developmental constraints*: “impulsar el cambio fenotípico en direcciones establecidas por factores históricos y formales”. En este trabajo, propongo una traducción al castellano como “encauzamientos del desarrollo” que da una idea aproximada de impulsar en direcciones establecidas (ver Perrin & Travis, 1992, para una discusión sobre la validez de aplicación del término *constraint* a procesos evolutivos, ecológicos, ontogenéticos; también Mayo, 1983). Los patrones filogenéticos están determinados, en gran medida, por el carácter encauzador que presenta el programa de desarrollo. La variación morfológica, a nivel macroscópico, no está distribuida en forma continua sino que lo hace según un conjunto finito de estados discretos (ver por ej. Fig. 1 en Alberch, 1980).

El punto de vista de la ecología-genética de poblaciones.- Los practicantes de estas disciplinas sostienen que la evolución es un proceso estocástico: sobre la variabilidad generada al azar por mutaciones del material hereditario (ADN) actúa una fuerza determinista, la selección natural. En su formulación más concisa, la evolución es definida operacionalmente como un cambio en las frecuencias génicas en el seno de una población. La evolución subespecífica y la evolución transespecífica no constituyen procesos distintos: son dos aspectos de

la misma serie de procesos y fenómenos (Dobzhansky et al., 1977, p. 8).

Puede observarse que una concepción se centra en el organismo, mientras la otra dirige su atención a las poblaciones de organismos. Otras interpretaciones sostienen que la interacción entre los distintos componentes de una "jerarquía ecológica" (moléculas, células, organismos, poblaciones, comunidades, biotas regionales), y de ésta con una "jerarquía genealógica", determinan la dinámica del proceso evolutivo (Eldredge, 1985, capítulo 7).

Por otra parte, ambos puntos de vista se diferencian respecto a lo que consideran como fuente de orden, entendiendo a éste como opuesto a caos o azar. Los ecólogos-genetistas de poblaciones sostienen que la fuente de orden es la selección natural. Las presiones de selección generadas por el medio ambiente determinan, en cada generación, la reproducción diferencial de ciertas formas, dando origen así a una trayectoria filogenética. La base material de las variantes presentes en la nueva generación son las mutaciones al azar que afectan al genoma (Monod, 1972). Para los embriólogos morfólogos la fuente de orden es un orden previo (la propia auto-organización biológica) independiente del desempeño (*performance* o *fitness*) de las variantes presentes en la nueva generación. Este orden preexistente restringe las posibilidades reales de cambios bizarros en los organismos (Alberch, 1980; O'Neill et al., 1986, capítulo 6, o para una visión más heterodoxa, Maturana y Varela, 1990).

III Dos preguntas distintas, un único proceso

Cuando un biólogo se pregunta acerca del origen o modificación de una estructura, puede transitar caminos conceptual y metodológicamente divergentes. Tómese por caso la arquitectura de los incisivos de los roedores que, como se sabe, son de crecimiento continuo debido posiblemente a una heterocronía (Pirlot, 1976; Torrey, 1978). Es posible que este carácter haya permitido la expansión y diversificación ecológica de los roedores, por su versatilidad funcional: permite el acceso a ítems

alimentarios duros; permite cortar árboles y ramas para la construcción de diques (castores) y la excavación de galerías subterráneas (coruro, *Spalax* sp.). En los roedores subterráneos, los incisivos de crecimiento continuo se cree representarían "exaptaciones" (*sensu* Gould & Vrba, 1982) para la excavación de galerías subterráneas.

En varios grupos de roedores subterráneos, un grado de procumbencia alto en los incisivos se relaciona con una especialización para excavación de suelos duros (Lessa & Thaeler, 1989). El carácter se presenta en octodóntidos (género *Spalacopus*) y en geómidos (género *Thomomys*), dos grupos filogenéticamente alejados. ¿De qué manera pudo modificarse la estructura del cráneo para originar incisivos con mayor grado de procumbencia? En geómidos se han mencionado varias hipótesis: i) corrimiento hacia atrás de la implantación de las raíces (ej. entre el premolar y los molares), ii) cambio en la forma de los incisivos (que pierden curvatura) y iii) incremento en el largo del rostro (Lessa, 1990). La morfología y la embriología poseen las herramientas para abordar el tipo de pregunta formulada arriba. Para Wake (1982) no es necesario conocer la *performance* ecológica o etológica de una modificación estructural, para responder la pregunta sobre su origen. El cree que en los casos de convergencia es necesario explicar cómo dos organismos, filogenéticamente no relacionados, han logrado la misma forma, haciendo abstracción del contexto ecológico y de su valor adaptativo.

Alternativamente, podríamos preguntarnos: ¿cómo la especie o grupo primitivo, con escasa procumbencia de los incisivos, ha dado lugar a una nueva forma biológica con incisivos procumbentes? En esta formulación se ha pasado a un nivel de organización distinto. En este caso sí cabría preguntarse por el valor adaptativo de la modificación estructural, haciendo abstracción de cómo ésta pudo originarse. Una respuesta sería: La selección natural, a través de las generaciones, aumenta la frecuencia relativa de los individuos con incisivos procumbentes, porque éstos se ajustan mejor (confieren mayor *fitness*) a las

actividades excavatorias en determinados tipos de ambientes (ej. suelos duros). Por otra parte, es posible que una nueva estructura posea un valor adaptativo similar, o aún menor que la estructura ancestral, pero que su fijación en el seno de una población se deba a factores azarosos, como la deriva genética, en relación con una estructura poblacional y reproductiva particular — demos— (Templeton, 1981) o al efecto fundador (Mayr, 1966; 1982). La genética de poblaciones, junto con la ecología y la etología, son las disciplinas que cuentan con las herramientas para responder a esta nueva formulación del problema.

Las respuestas al problema de la convergencia de roedores cavadores del norte y sud américa son de por lo menos dos tipos:
 a) Los encauzamientos impuestos por el programa de desarrollo implican un número limitado de vías para modificar el cráneo de un roedor y así originar, por ejemplo, incisivos de mayor procumbencia. En virtud de este número limitado de posibilidades de modificación, grupos de roedores subterráneos filogenéticamente no relacionados pueden presentar el mismo diseño de incisivos (Nevo 1979; Hildebrand, 1985). La convergencia puede explicarse en términos del desarrollo embriológico de los incisivos.

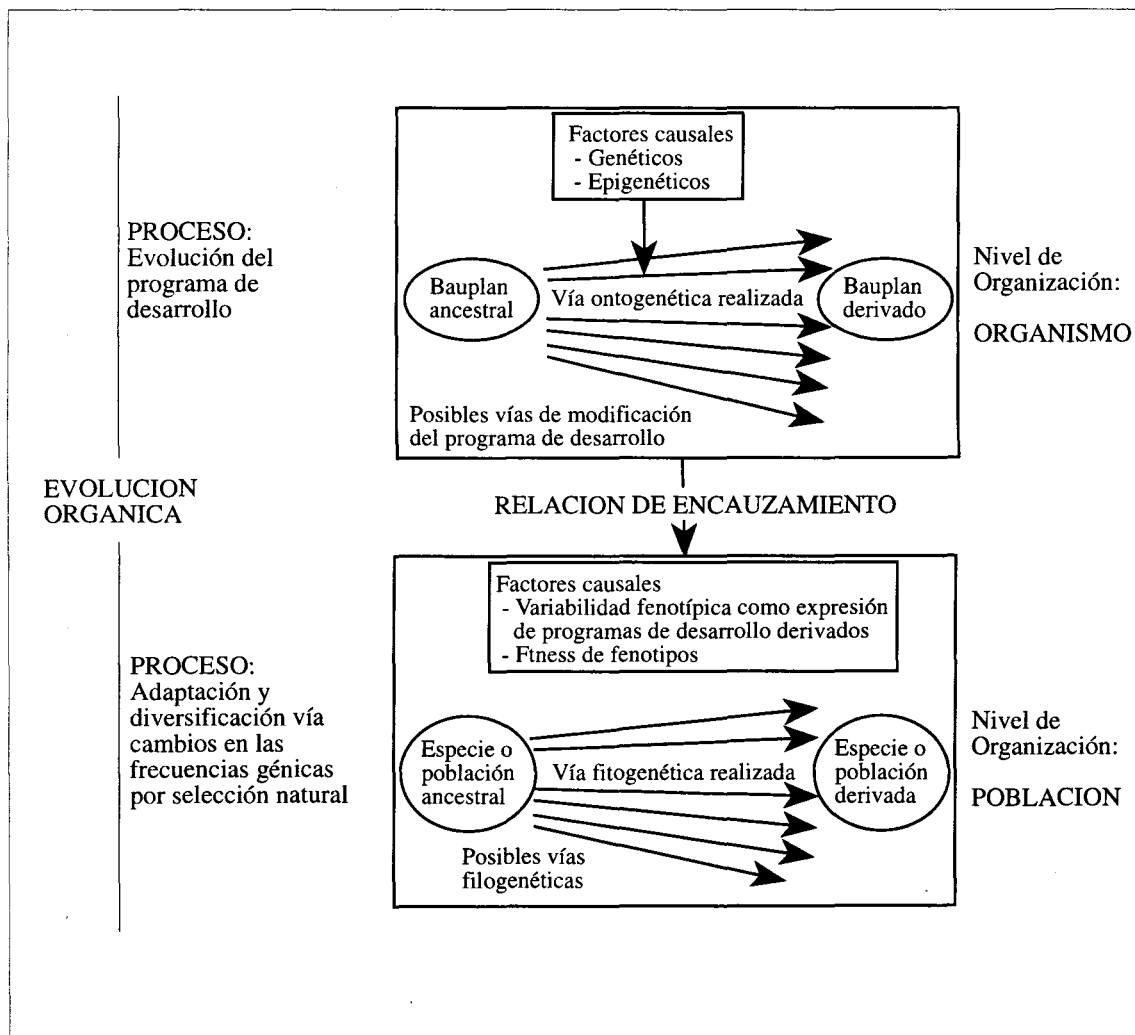


Figura 1.- El proceso general de la evolución y la relación hipotética entre los procesos ontogénicos y filogenéticos.

The general process of evolution and the hypothetical relationship between ontogenetic and phylogenetic processes.

b) En los ambientes subterráneos se originan presiones de selección similares; como consecuencia, grupos filogenéticamente no relacionados de roedores pueden exhibir adaptaciones similares (convergencia adaptativa). Esto da como resultado que los distintos géneros posean también diseños similares. Otro ejemplo es el delfín (mamífero), el tiburón (pez) y el plesiosaurio (reptil), todos “admirablemente adaptados” al ambiente acuático. En este enfoque la convergencia es un problema de aptitud o adaptación ecológica.

Dos cuestiones emergen hasta aquí:

1) El debate entre estas posturas es estéril debido a que:

a) Una posición se pregunta cómo pudo modificarse la estructura A —presente en el plan de organización (*bauplan*) ancestral— para originar la estructura derivada B. La otra posición plantea cómo pudo dar origen la especie (o población) caracterizada por la estructura A, a la especie (o población) caracterizada por la estructura B.

b) Se desprende de lo anterior que los niveles de organización de la materia viva donde se buscan las respuestas son distintos. En un caso, el estudio se centra en el organismo; en el otro, en la población. En evolución deben distinguirse las cuestiones referidas al origen evolutivo y las referidas a la utilidad de un determinado carácter. El primer aspecto se relaciona al surgimiento inicial (en uno o varios individuos de la población) de una novedad evolutiva, mientras que el segundo se refiere a su expansión en la población, en relación a su efecto sobre el *fitness* (Endler, 1986).

2) La otra cuestión es ¿qué relación existe entre los procesos hacia los cuales se dirigen ambos tipos de pregunta, es decir, entre la ontogenia y la filogenia? En el proceso real —la evolución orgánica— ambos procesos están en juego y se interrelacionan entre sí. La Fig. 1 representa, hipotéticamente, cómo los procesos ontogenéticos encauzan el curso de las vías filogenéticas. Se presentan los factores que determinan causalmente el curso de las vías realizadas de cambio ontogenético y de cambio filogenético.

Según Mayr (1961), se podrían evitar muchas de las encendidas argumentaciones

acerca de la “causa” de ciertos fenómenos biológicos, si los oponentes tomaran conocimiento que están trabajando en distintos niveles causales. Por ejemplo, causas de fenómenos que se manifiestan en distintos niveles de organización. Una hipótesis para explicar el por qué de las persistentes controversias en biología evolutiva, en particular en lo que respecta a la macroevolución, es que por debajo de las discrepancias subyace no solamente una cuestión metodológica (ver por ejemplo, Piaget y García, 1982). En otras palabras, las discrepancias no se deben a que algunos investigadores se dedican a la paleontología, otros a la embriología o a la morfología y otros, por el contrario, a la genética de poblaciones, la ecología o la sociobiología. En las abstracciones disciplinarias que efectúan el embriólogo y el ecólogo, “algo” se pierde, produciendo una sesgada visión del proceso evolutivo. Yo creo que lo que se ha perdido es el papel que le cabe al comportamiento de los animales en la evolución. Los cambios morfológicos importantes que caracterizan a la macroevolución deberían ir asociados a cambios de comportamiento de individuos particulares. Estos cambios podrían contribuir a la cohesión del fenotipo (es difícil pensar lo biológico sin una correlación entre morfología y comportamiento o, lo que es similar, entre estructura y función) en la emergencia de un nuevo *bauplan*: principios básicos del diseño de los taxa supraespecíficos; patrón de libertades y restricciones formado por el conjunto de caracteres de un grupo filético (Riedl, 1978, citado en Müller & Wagner, 1991; Eldredge, 1985). Los efectos del comportamiento sobre cambios estructurales se manifestarían a dos niveles: i) individuo y ii) población.

1) Las interacciones genéticas y epigenéticas que ocurren durante la ontogenia pueden “acomodar” (integrar, coadaptar, canalizar) las perturbaciones genéticas y ambientales dando como resultado un nuevo *bauplan* (rol generativo y regulatorio del desarrollo en la evolución, Alberch, 1982; Galis, 1993). A nivel del individuo, la flexibilidad y versatilidad que presenta el comportamiento animal —que se manifiesta

en procesos tales como el aprendizaje, la habituación, etc.— tendría un efecto importante en relación al rol generativo y regulatorio del desarrollo y, por consiguiente, en el origen de variabilidad.

2) A nivel de población, su efecto sería el de promover la selección de variabilidad genotípica, mediante la generación de nuevas presiones de selección.

Debe enfatizarse el hecho de que el comportamiento animal tiene también un papel conservador en la vida de los organismos, incluso en la evolución de los mismos. La super-especie de roedor subterráneo *Spalax ehrenbergi* de Israel, está constituida por cuatro especies cromosómicas que reflejan un proceso activo de especiación. Experimentos sobre elección de pareja, muestran que el aislamiento reproductivo etológico evolucionó desde una condición polimórfica (preferencia negativa, positiva y altamente positiva por el macho homoespecífico) en las especies formadas recientemente, hacia un estado monomórfico (preferencia altamente positiva por el macho homoespecífico) en las especies ancestrales. Este comportamiento tiene un significado conservador, reforzando el aislamiento reproductivo entre las formas cromosómicas, y contribuyendo a la especiación (Beiles et al., 1984; Nevo & Heth, 1976). El comportamiento tiene un papel conservador en relación al escape a la predación. El cambio de hábitat en el camarón *Tozeuma carolinense*, en presencia de peces depredadores, incrementa la supervivencia de la especie y es, por lo tanto, un comportamiento claramente adaptativo (Main, 1987). Lo mismo sucede con los cambios de hábitat en especies subordinadas, en relación a la evitación de la competencia interespecífica (Vassallo & Busch, 1992; Vassallo, 1993). Por otra parte, los cambios de comportamiento no siempre conducen a la diversificación morfológica. De Souza et al. (1970) documentaron un polimorfismo en cuanto al comportamiento en poblaciones de laboratorio de *Drosophila*. La competencia intraespecífica originó la pupación de muchas larvas sobre el piso de la caja poblacional, además del sitio utilizado originalmente a bajas densidades. Los autores

no dan cuenta de la existencia de diferencias morfológicas asociadas a este cambio conductual. Estos pocos ejemplos sirven para documentar la amplitud de efectos y funciones del comportamiento que la pluralidad de enfoques aplicados a su estudio fue revelando en los últimos años.

La capacidad de modificar o dar origen a nuevos comportamientos —por ejemplo, a través de procesos de aprendizaje y transmisión social (Laland, 1992; Laland & Plotkin, 1990)— tiene una determinación genética. El origen real de un nuevo comportamiento es un producto epigenético, que incluye la interacción con el medio ambiente (Lorenz, 1961). Ahora bien ¿de qué forma los cambios de comportamiento generan, y también fijan variabilidad?

IV Procesos de generación y fijación de variabilidad

En la concepción neodarwinista, la generación de la variabilidad es un proceso básicamente azaroso. La fuente última de variabilidad está representada por las mutaciones en el ADN y la recombinación cromosómica en la meiosis (Dobzhansky et al., 1977, p. 58-95). No se conocen mecanismos biológicos que regulen este proceso azaroso de generación de variabilidad (ver, sin embargo, Carson, 1957; Grant, 1958 y 1981 p. 14-17; Reig, 1979). El supuesto más importante de esta concepción —y relevante para los objetivos del presente trabajo— es que la generación al azar de la variabilidad genética provee la base material sobre la que actúa la selección natural. Esta concepción ha sido criticada por algunos embriólogos. Ellos sostienen que la variabilidad está representada por las diferencias entre los miembros de una generación de descendientes, los que son *fenotípicamente* diferentes. La variabilidad tiene su origen en una mutación del ADN, pero comprende toda la serie de procesos epigenéticos que constituyen la ontogenia, hasta llegar al fenotipo del adulto.

La coadaptación e integración de caracteres morfológicos y de comportamiento (o estructurales y funcionales) sería de gran importancia en el origen de un nuevo plan de organización. Por ejemplo, en los roe-

dores y lagomorfos los incisivos de crecimiento continuo se encuentran coadaptados al "comportamiento roedor" (y viceversa) dando cohesión al fenotipo o, en otras palabras, resultando en un *bauplan*. Si se suprime experimentalmente el comportamiento roedor (por ejemplo, extrayendo el par de incisivos superiores, o bien los inferiores) los incisivos que restan crecen desmesuradamente, volviéndose una estructura de escaso o nulo valor adaptativo e, incluso, "no portable" (ver Pirlot, 1976, y citas allí).

El carácter generativo del comportamiento durante la ontogenia puede verse en algunos ejemplos tomados de la embriología experimental. Alberch (1987) extrajo uno de los cartílagos epibranchiales del aparato hiobranchial de la larva de una especie de salamandra —*Eurycea bislineata*— cuyo comportamiento predador implica la protrusión de la lengua. Debido a que el movimiento de la lengua que caracteriza a este comportamiento no es posible sin una acción conjunta de los dos cartílagos epibranchiales simétricos, y dado que al no manifestarse este comportamiento tampoco existe una acción normal del músculo sobre el cartílago epibranchial del adulto en crecimiento, dicho elemento, si bien se diferencia en términos histológicos, queda atrofiado en cuanto a su estructura y morfología. Similar interpretación realizó Lehmann (1963, p. 74-75) en relación al origen y desarrollo del aparato de excavación de los géneros de roedores subterráneos *Geomys* y *Ctenomys*. Ella dice:

"Aunque los músculos están posiblemente bajo control poligénico, responden ante influencias mecánicas de carácter externo. Así, una variación cuantitativa en la masa muscular de músculos individuales o grupos funcionales de músculos, puede relacionarse al uso y al desuso. En estos casos, los músculos están sólo secundariamente determinados por el *background* genético, y como tales, juegan un papel indirecto en la selección natural que, a su vez, actúa sobre caracteres bajo control genético directo. Esta interpretación es plausible para explicar la hipertrofia del músculo dorsoepitrocLEARIS en *Geomys* y del músculo subescapularis en *Ctenomys*, ya que ambos

roedores son infatigables cavadores durante la mayor parte del año". Como lo sugieren los datos provenientes del estudio anatómico-funcional de peces cíclidos (Galís, 1993), durante la ontogenia el comportamiento influye sobre la morfología y viceversa, facilitando esto el cambio evolutivo.

La hipótesis acerca del doble papel del comportamiento en la evolución, y cómo permite éste relacionar causalmente la ontogenia con la filogenia es: *Los procesos ontogenéticos se relacionan con los procesos filogenéticos por la flexibilidad y versatilidad del comportamiento animal. El comportamiento puede promover a nivel del individuo nuevos planes de organización o bauplan (generación de variabilidad) y a nivel de la población la generación de nuevas presiones de selección, a través de los cambios de nicho ecológico (selección de parte de la variabilidad)*. En la Fig. 2 se presenta, hipotéticamente, el doble papel del comportamiento en la evolución. Se indican algunos factores causales responsables de cambios de comportamiento. Hipótesis similares fueron desarrolladas por varios investigadores (Piaget, 1979; Bateson, 1979; Huxley, 1942; Mayr, 1966), con escasa influencia en la Teoría Evolutiva.

El papel del comportamiento en la evolución puede verse también desde la perspectiva que aporta Gould (1989). Este autor distingue entre factores históricos, formales y funcionales, como las tres explicaciones principales sobre las propiedades y evolución de los organismos. Los factores históricos (contingencias o eventualidades de la filogenia) y los formales (reglas de estructura) ejercen encauzamientos (*constraints*) sobre los factores funcionales (diseño y adaptaciones de los organismos).

Los encauzamientos históricos dependen de los "imprevistos" de la historia, pero no por esto son menos importantes en cuanto a sus efectos (la anécdota del clavo que faltaba en la armadura del caballero y cuya pérdida inmovilizó al caballero, cuya ausencia determinó la derrota en una batalla que provocó la caída de un imperio, Prigogine y Stengers, 1991). Como motor

de gran parte de los cambios de dieta y de hábitat, las migraciones, las invasiones de predadores y las colonizaciones encontramos al comportamiento. Muchos de estos fenómenos pueden encuadrarse dentro de las contingencias de la historia y suelen traducirse en nuevas presiones de selección sobre los organismos, que podrían acelerar los cambios evolutivos a través de la fijación de variabilidad. Los encauzamientos formales dependen de reglas de estructura. Una de las más conocidas es que las dimensiones lineales (ej. el diámetro de los huesos de las extremidades) aumentan proporcionalmente con la raíz cúbica de la masa corporal (Alexander et al, 1979). Esto impone severas limitaciones al máximo tamaño corporal que puede alcanzar un organismo terrestre. *Diplodocus* y *Brontosaurus* (más de 50 t de peso) pasaban parte de su vida en el agua. Este comportamiento es así un importante factor estructural en el *bauplan* (diseño) de

estos reptiles jurásicos: ellos son “posibles”, en términos formales, gracias a su comportamiento (origen de variabilidad). Si los cambios filogenéticos están encauzados —impulsados a través de líneas establecidas— por las características del programa de desarrollo (donde se expresan la mayor parte de los encauzamientos históricos y formales), uno de los factores principales en la atenuación de las restricciones sobre la variación es la flexibilidad y versatilidad que presenta el comportamiento.

Respecto al problema de la selección y eventual fijación de parte de la variabilidad, se ha sugerido que la estructura social y reproductiva es un factor importante al respecto. En efecto, la estructura social en demos suele estar correlacionada con fenómenos azarosos —como la deriva genética— que aumentan las probabilidades de fijación de parte de la variabilidad presente en la población (Templeton, 1981). Se ha

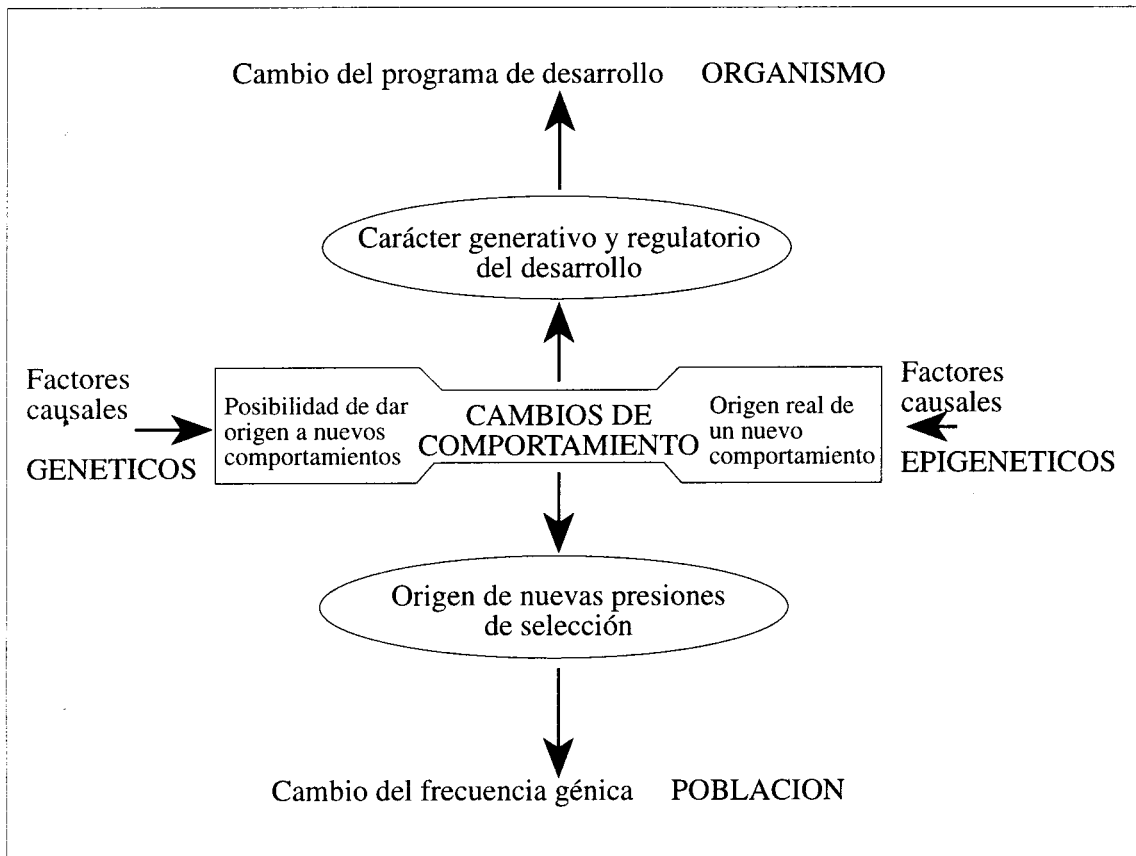


Figura 2.- El doble papel del comportamiento en la evolución.

The double role of behavior in evolution.

señalado que una de las posibles causas de la rápida diversificación ocurrida en ciertos grupos (ej. los mamíferos) es la existencia de este tipo de estructura social y reproductiva (Wilson et al., 1975; Bush et al., 1977). Sin embargo, la dispersión de juveniles y el flujo génico entre colonias en *Marmosa flaviventris* retardan la fijación de mutaciones, pese a que este mamífero presenta poblaciones divididas en demos (Schwartz & Armitage, 1980). Si bien es significativa la correlación existente entre la tasa de evolución cariotípica y la existencia de una estructura social en demos, esta correlación podría no ser un síntoma de causalidad. De hecho, existe también una marcada correlación entre la tasa de cambios cromosómicos y el desarrollo del sistema nervioso central (ver Tabla 1 en Wilson et al., 1975). ¿Cuál podría ser el significado hipotético de esta correlación? Es ampliamente reconocido que el desarrollo del sistema nervioso central, se halla estrechamente asociado a la capacidad que ciertos grupos de organismos poseen de manifestar comportamientos complejos, incluyendo aprendizaje (ver por ejemplo Griffin, 1984; Harvey & Krebs, 1990). La generación de nuevas presiones de selección por cambios de comportamiento, podría ser un factor importante en la rápida fijación de variabilidad genética (Wyles et al., 1983). Si bien se reconoce que el comportamiento está sujeto —como cualquier otro carácter— a la acción de la selección natural (Wilson 1975; Barash, 1982; Trivers, 1985; Nevo, 1986) no necesariamente un cambio de comportamiento tiene, en su origen, una determinación genética, aunque sí es el resultado de procesos epigenéticos (Lorenz, 1961). Mayr (1966, p. 604) dice textualmente:

“Un cambio a un nuevo nicho o zona adaptativa es, casi siempre sin excepción, iniciado por un cambio de comportamiento. Las otras adaptaciones al nuevo nicho, particularmente las estructurales, se adquieren secundariamente (Mayr, 1958; 1960). Considerando que la selección de hábitat y de dieta -fenómenos de comportamiento- juegan el papel más importante en el cambio a una nueva zona adaptativa, la importancia del comportamiento en el ini-

cio de un nuevo evento evolutivo es evidente.”

Si esta hipótesis es correcta, cabría esperar una mayor velocidad en el proceso de evolución y diversificación en aquellos grupos de organismos con una mayor capacidad de modificar su comportamiento (ej. aves y mamíferos). En la Fig. 3 puede observarse la correlación existente entre el número de géneros surgidos por millón de años —que puede tomarse como una medida de la velocidad de evolución o diversificación (Simpson, 1967)— y el tamaño cerebral relativo (peso de la masa cerebral/peso corporal) en distintos grupos de organismos. Aunque es prematuro establecer una relación causal entre el desarrollo del sistema nervioso central y la diversificación morfológica, la correlación puesta de manifiesto en la Fig. 3 es una evidencia consistente con la hipótesis sobre el papel acelerador del comportamiento animal en la evolución.

Algunos ejemplos que provienen de estudios de campo, sirven para ilustrar que la generación de nuevas presiones de selección puede relacionarse causalmente, en ciertos casos, a cambios de comportamiento. Brown & Lieberman (1973) han estudiado la ecología de roedores granívoros de zonas desérticas de norteamérica. Los autores postulan que la competencia interespecífica es una fuerza muy importante en la estructura de las comunidades de roedores. Ellos han observado que la coexistencia de las especies se debe al comportamiento de subdividir recursos (selección del tamaño de las semillas y selección de hábitat). Estos comportamientos habrían generado presiones de selección sobre el tamaño corporal, que dieron lugar a desplazamiento de caracteres: individuos pertenecientes a la misma especie, en distintas localidades, presentan diferencias significativas en el tamaño corporal. Tauber & Tauber (1977) analizaron un evento de especiación en el cual la especie ancestral *Chrysopa carnea* habría dado lugar a la especie *C. downesi*. Los autores postulan que la especiación fue simpátrida. El primer paso habría sido una diferenciación en el hábitat entre individuos de la misma población. Esto originó una selec-

ción disruptiva que condujo al establecimiento de un polimorfismo estable en la coloración del cuerpo, factor importante en la protección frente a la predación. En un segundo paso, las presiones de selección diferentes asociadas a cada uno de los dos hábitats, dieron lugar al establecimiento de aislamiento reproductivo pre y postcigótico, con la consiguiente formación de las especies plenas *C. downesi* y *C. carnea*. Otro ejemplo proviene de los estudios que Grant & Grant (1989) realizaron sobre aspectos ecológicos y evolutivos de poblaciones naturales de pinzones de las islas Galápagos. La especie *Geospiza conirostris* presenta una variabilidad importante en cuanto a la morfología del pico y la dieta.

En la isla Genovesa, *G. conirostris* posee un pico relativamente largo, especialmente apto para recoger polen y néctar de las flores. En la isla Española, los picos más robustos de *G. conirostris* son útiles para romper semillas grandes y duras. En Genovesa, la diferencia en cuanto al comportamiento trófico de esta especie parece ser el resultado de la presencia de dos especies de aves granívoras, que ocupan los dos nichos granívoros disponibles. La coexistencia de las especies se debería, entonces, a una especialización trófica. En relación a *G. conirostris*, el cambio de dieta habría originado presiones de selección sobre las características del pico (tamaño y forma). Un elemento en común que

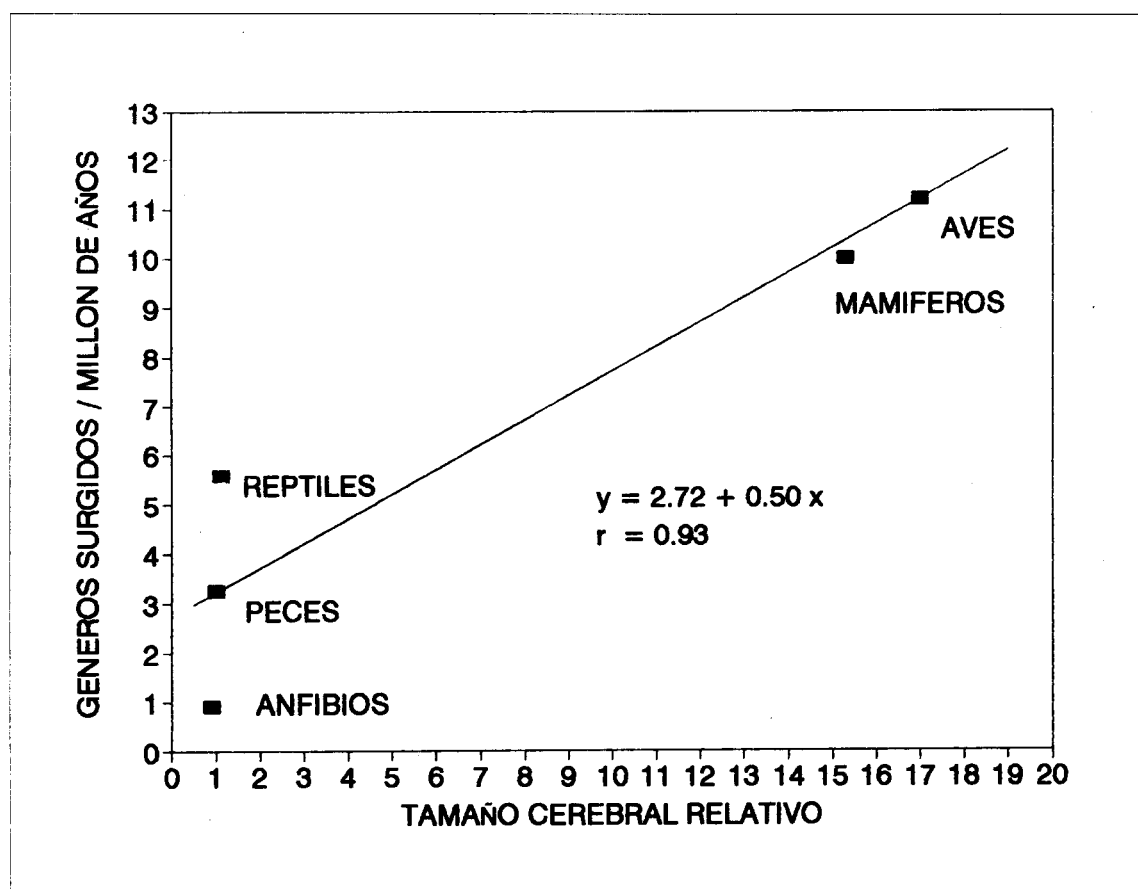


Figura 3.- Relación entre la velocidad de evolución y el tamaño del cerebro. En el gráfico se muestra el número de géneros surgidos por millón de años —que puede tomarse como una medida de la velocidad de evolución o diversificación (Simpson, 1967)— y el tamaño cerebral relativo (peso de la masa cerebral [g] / peso corporal [kg]) en distintos grupos de vertebrados. Datos de Jerison (1973); Simpson (1967) y Ziswiler (1980).

The relationship between the rate of evolution and brain size. The graph shows the number of emerging genera per million of years —as a measure of the rate of evolution or diversification (Simpson, 1967)— vs. the relative brain size (brain weight [g] / body weight [kg]) in several vertebrate groups. Data from Jerison (1973); Simpson (1967) and Ziswiler (1980).

poseen estos ejemplos es que los cambios de hábitat o dieta —que son en definitiva cambios de comportamiento— parecen ser la causa del origen de presiones de selección. En el nuevo contexto selectivo, las modificaciones fenotípicas que se ajusten al cambio en el modo de explotación del medio serán seleccionadas a favor. Esto daría origen a un polimorfismo que, eventualmente, puede ser seguido de especiación como en el caso de *Chrysopa*.

Los organismos con un marcado desarrollo del sistema nervioso central, como las aves y los mamíferos, no sólo tienen una gran capacidad de innovación conductual, sino que también son capaces de transmitir socialmente sus “inventos”. Mecanismos tales como el aprendizaje observacional, la imitación y el señalamiento local permitirían la rápida expansión poblacional de nuevos comportamientos (Galef 1976; 1988; 1990; Moore, 1992).

V Tres principales grupos de caracteres fenotípicos, dos modalidades de adaptación

Los caracteres que componen el fenotipo de los animales se pueden clasificar en: 1) caracteres morfológicos; 2) caracteres fisiológicos y 3) caracteres comportamentales. En una forma heterodoxa, puede decirse que los tres grupos representan diferentes grados de flexibilidad, o capacidad de modificación ontogenética. Considérese, por ejemplo, el caso de una población que luego de un evento de migración a partir de su área central de distribución, se ve sometida a condiciones climáticas contrastantes. Por ejemplo, con temperaturas y concentraciones de oxígeno menores (ej. altas cumbres). Las respuestas inmediatas suelen ser los ajustes de comportamiento: utilización de refugios, agrupamiento de los individuos para conservar el calor, cambios en la actividad (ej. hibernación). En un segundo término, los de carácter fisiológico: aumento de la cantidad de glóbulos rojos; alteración del ritmo cardíaco; acumulación de sustancias de reserva. Por último sobrevienen las modificaciones morfológicas: mayor grado de vascularización de músculos, corazón y cerebro; aumento del tamaño corporal

(disminución de la relación superficie/volumen) para disminuir la pérdida de calor; cambios de coloración con función termorregulatoria y/o críptica. Puede consultarse Hoar (1966, capítulos 10 y 12) donde se dan numerosos ejemplos de aclimatación, tanto en poiquilotermos como en homeotermos. Obviamente, la secuencia comportamiento → fisiología → morfología no es fija y existe una manifiesta interrelación entre los diferentes ajustes. Sin embargo, es evidente que en los caracteres del comportamiento es donde se suele manifestar un mayor grado de flexibilidad. La flexibilidad y versatilidad del comportamiento brinda al individuo la posibilidad de alcanzar un estado de adaptación a corto plazo. La adaptación a corto plazo abre las posibilidades de adaptación a largo plazo —adaptación filogenética— al permitir la continuidad de acción de nuevas presiones de selección a nivel poblacional (Bateson, 1963; Allen & Starr, 1982, p. 57-58; ver Scheiner & Lyman, 1991, para aspectos relacionados a la heredabilidad de la plasticidad fenotípica).

El papel del comportamiento animal en la evolución, en relación a las dos modalidades de adaptación ya mencionadas, resulta evidente cuando se consideran los ejemplos de evolución diferentes al de la mariposa *Biston betularia* (Kettlewell, 1958). En este caso, el cambio evolutivo consistió en la adquisición de un carácter adaptativo desde el punto de vista de la protección que confirió frente a la depredación, conocido popularmente como melanismo industrial. Dos características son esenciales en este caso:

1) Un cambio ambiental externo —esto es, independiente de las acciones o comportamiento del organismo sobre el medio (ver Marler & Hamilton, 1966, p. 228)— genera la presión de selección sobre el carácter “coloración del cuerpo y alas”.

2) El nuevo carácter —coloración críptica sobre la corteza de los árboles cubierta de hollín— no requiere ajustes del comportamiento del individuo.

Un ejemplo alternativo, tomado de Raff & Kaufman (1983), ilustra el papel de los cambios de comportamiento en la emer-

gencia de nuevos *bauplan*. Las aves no voladoras (como dodos, moas, ave elefante), muy comunes en las islas carentes de mamíferos carnívoros, carecen o presentan una marcada reducción del sistema muscular-esquelético (Welty, 1955) involucrado en el vuelo. Un rápido mecanismo heterocronico para la pérdida de esta estructura es la neotenia, responsable de las semejanzas, en cuanto al plan de organización, entre las aves no voladoras y los pollitos de las especies voladoras. Una vez producido el cambio neoténico, otras adaptaciones — como el gran tamaño propio de estas aves — pueden tener lugar con el curso de la evolución. Sin embargo, piénsese en la variedad de modificaciones funcionales y de comportamiento — a la vez que coadaptaciones de tipo fisiológico — que deben ser alcanzadas sincrónicamente con la pérdida de las estructuras de vuelo, aún en un estadio temprano o incipiente de evolución: modo de locomoción, hábitos alimentarios, reproducción y anidamiento, etc. Otro ejemplo, bien documentado, está representado por los correlatos ecológicos y etológicos que presenta la reducción del sistema muscular-esquelético involucrado en el vuelo en el cormorán *Compsohalieu harrisi* de las islas Galápagos (Livezey, 1992), el que constituye un ejemplo típico de “monstruo esperanzado”.

El ejemplo constituido por la mariposa *B. betularia* sería un caso típico de microevolución. Puede postularse que en los casos distintos a éste, el comportamiento juega un papel importante como:

a) Factor que permite “adquirir” una modificación estructural o novedad morfológica, contribuyendo a la integración y cohesión del fenotipo durante la emergencia de nuevos *bauplan*.

b) Factor generador de presiones de selección, en el marco de las cuales presentarán una mayor *performance* ecológica aquellos organismos que presenten modificaciones acordes al nuevo modo de explotación del medio (nuevo nicho ecológico). Este proceso puede implicar cambios de frecuencias génicas en la población y, por lo tanto, conlleva a la fijación de la variabilidad. En otras palabras, la adaptación a nivel poblacional implica la expansión-

fijación de novedades y modificaciones fenotípicas adquiridas ontogenéticamente mediante un cambio del programa de desarrollo.

Müller & Wagner (1991, p. 231) sostienen que el *concepto de cambio de función* (similar al utilizado aquí como cambio de comportamiento) sortea el problema de la generación de novedades evolutivas: mientras la coexistencia de viejas y nuevas funciones, así como de estructuras ancestrales y nuevas, representa un importante principio de transición morfológica o funcional, esto no explica la aparición de una nueva estructura. Los autores se preguntan si los cambios de función son un carácter precursor y necesario en la generación de nuevas estructuras, o si éstas pueden surgir sin cambios de función. Si se tiene en cuenta el carácter a la vez generativo y regulatorio del desarrollo — y esto en referencia a la generación y coadaptación de caracteres estructurales y funcionales — es aquí donde el carácter flexible del comportamiento adquiere particular relevancia en el proceso de generación de novedades estructurales. Como sostienen Müller & Wagner (1991, p. 251), el origen de un nuevo plan de organización requiere el origen de novedades morfológicas, pero también requiere la integración de este nuevo carácter con las otras partes del organismo.

Finalmente, cabe señalar que aún los cambios microevolutivos, como el que se da en *B. betularia*, requerirían de cambios correspondientes en el comportamiento (ver Kettlewell & Conn, 1977). Esto nos conduce a pensar que, si bien es en los fenómenos macroevolutivos donde la cohesión del fenotipo es un factor crítico en la emergencia de nuevos planes de organización, deben considerarse también los procesos de diversificación intraespecíficos. Por ejemplo, uno de los mecanismos de diversificación más importantes en la evolución es la heterocronía: cambios temporales en la secuencia ontogenética que comprenden la contracción, extensión o variación en el inicio de eventos del desarrollo (McNamara, 1986). Se ha postulado que este mecanismo es responsable de la diversificación morfológica a niveles muy diferentes. Por ejemplo, a nivel intraespecífico en *Canis*

(Lumer, 1940, citado en Huxley, 1942), a nivel específico en salamandras (Alberch & Alberch, 1981) y cebras (Bard, 1977), y muy por sobre el nivel de especie, como hipótesis acerca del origen de los cordados a partir de un ancestro tunicado que habría experimentado neotenia (de Beer, 1958). En algunos de estos casos, existe evidencia de que los cambios morfológicos se presentan asociados a cambios de comportamiento. Por ejemplo, en la salamandra *Bolitoglossa occidentalis* una heterocronía —progénesis— es responsable de la disminución del tamaño corporal, que se asocia a un comportamiento arborícola de la especie (Alberch & Alberch, 1981).

Ciertos autores consideran que existe un desacople entre la diversificación y la especiación. La diversificación morfológica —ej. a causa de una heterocronía— puede ser drástica o gradual, es decir puede trascender o no el marco de una especie. Si la diversificación morfológica se asocia a una diferenciación eco-etológica importante entre ancestro y descendiente que evite la exclusión competitiva, pueden luego surgir barreras de aislamiento reproductivo y divergencia adaptativa, en forma similar a lo que postula el modelo de especiación simpátrida (McNamara, 1982).

VI Un breve comentario acerca de la evolución en las plantas

Una diferencia básica entre plantas y animales radica en el grado de complejidad de los organismos. La filogenia del reino vegetal presenta un patrón anastomosado más que dicotómico, fruto de ciclos alternantes de divergencia e hibridización, esto último en virtud de las débiles barreras de aislamiento reproductivo en comparación con los animales (Grant, 1981, p. 481-487). Por otra parte, evidencias recientes sugieren la existencia de variabilidad genética surgida en forma dirigida (no azarosa) por imposición de información epigenética sobre la línea germinal (ver Jorgensen, 1993). Ciertos principios mendelianos básicos parecen no cumplirse en los vegetales (ver el estado actual de la controversia en Lenski & Mittler, 1993). ¿Qué puede

decirse respecto a la hipótesis general planteada en este ensayo? En principio, puede observarse que la variedad de diseños sería, al menos en vegetales superiores, más acotada que en los animales. Podemos ver, intuitivamente, que las diferencias en cuanto al plan de organización entre monocotiledóneas y dicotiledóneas (a nivel de clase), parecen de menor importancia que entre roedores, murciélagos y cetáceos (a nivel de orden) o entre serpientes y lagartos (a nivel de suborden). Aunque es discutible, puede sugerirse que la menor riqueza en cuanto a diseños y complejidad del reino vegetal tiene alguna relación con la ausencia de conducta, tal cual se la entiende para los animales. En otras palabras, la modalidad del proceso evolutivo en los vegetales, se constituye en un buen test de la hipótesis sobre el papel acelerador del comportamiento animal en la evolución planteada en este y otros trabajos (ej. Huxley, 1942; Bateson, 1979; Piaget, 1979; Wyles et al., 1983; Laland, 1992).

CONCLUSION

Uno de los mayores problemas que afronta la teoría evolutiva, es explicar cómo los organismos con altos grados de complejidad fueron capaces de evolucionar por mutaciones al azar, a pesar de las severas restricciones funcionales que canalizan sus rutas de cambio. Esto es particularmente evidente para los casos donde un cambio estructural o morfológico importante (como los que caracterizan a la macroevolución) debe ir asociado necesariamente —en función de la realización de un nuevo *bauplan*— a un cambio de comportamiento o función. Es conocida la solución que el propio Darwin (1859, capítulos 6 y 7) propuso como respuesta a este problema: una modalidad gradual, tanto en los cambios de estructura-morfología como de función-comportamiento. En otras palabras, el cambio morfológico debe ser lo suficientemente gradual como para que se pueda seguir efectuando la misma función, y viceversa. Wagner (1984) ha mostrado que no es necesario el desarrollo de una

correlación genética entre caracteres funcionales acoplados, mientras no más de tres caracteres estén integrados en un sistema funcional. Dado que tanto los niveles de variabilidad elevados como los bajos conducen a una pequeña tasa de adaptación — que es una función de la varianza genética aditiva disponible para la selección y de la “forma” del paisaje adaptativo— es esperable, según este autor, que la evolución de caracteres funcionalmente acoplados requiera una optimización evolutiva de la tasa de adaptación. Esto puede ser alcanzado por la selección a favor de una velocidad de adaptación, conducente al desarrollo de correlaciones genéticas y/o a la canalización: propiedad que posee el desarrollo de amortiguar las perturbaciones genéticas y ambientales, así como también la capacidad de “construir” variabilidad dentro del genotipo (Waddington, 1957, citado en Hall, 1992). Puede concluirse que la flexibilidad del comportamiento promueve el origen de nuevos planes de organización, a través de su efecto positivo sobre la capacidad canalizadora del desarrollo. A su vez, los cambios de comportamiento generan nuevas presiones de selección que aceleran la expansión y fijación de novedades estructurales en el seno de la población.

He intentado en este ensayo vincular causalmente ontogenia y filogenia, señalando el papel del comportamiento en los encauzamientos formales e históricos y, por consiguiente, en el diseño y adaptaciones de los organismos (en otras palabras, he tratado al comportamiento como parte esencial del diseño de los organismos, conjuntamente con los caracteres morfológicos). El centro de mi argumentación estuvo en integrar, desde una perspectiva evolutiva, el comportamiento en su manifestación “externa” como acciones sobre el medio (ej. el comportamiento roedor en sus aspectos tróficos) y en su manifestación “interna” o formal (el comportamiento roedor integrado/coadaptado a incisivos de crecimiento continuo en el *bauplan* de los roedores). Quizás este análisis permita superar, en parte, una persistente pregunta evolutiva: ¿Qué fue primero, el cambio de forma o el de comportamiento? Por otra parte, esta perspectiva sobre el papel del

comportamiento en la evolución puede volver conmensurables (*sensu* Kuhn, 1989) las explicaciones contrapuestas sobre el proceso evolutivo, por ejemplo en lo concerniente al concepto tan discutido de adaptación (Lewontin, 1979).

AGRADECIMIENTOS

Las siguientes personas han contribuido a la elaboración de las ideas sobre evolución presentes en este trabajo: Cristina Busch, Ana Malizia, Juan Samaja, Pablo Martínez y Raúl Fernández. Fueron de gran valor los aportes de dos revisores anónimos, en particular en lo referente a la traducción al castellano del tan controvertido término *constraint*. Mi gratitud, también, para Diana Tardivo y Hugo Vassallo. El financiamiento estuvo a cargo de la Universidad Nacional de Mar del Plata y del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

BIBLIOGRAFIA

- ALBERCH P (1980) Ontogenesis and morphological diversification. *American Zoologist* 20: 653-667.
- ALBERCH P (1982) The generative and regulatory roles of development in evolution. In Mossakowski D & G Roth (eds). *Environmental adaptation and evolution: a theoretical and empirical approach*: 19-34, Fischer-Verlag, Stuttgart.
- ALBERCH P (1987) Evolution of a developmental process: irreversibility and redundancy in amphibian metamorphosis. In Raff RA & EC Raff (eds). *Development as an evolutionary process*: 23-46, Alan R. Liss, Inc., New York.
- ALBERCH P & J ALBERCH (1981) Heterochronic mechanisms of morphological diversification and evolutionary change in the neotropical salamander, *Bolitoglossa occidentalis* (Amphibia: Plethodontidae). *Journal of Morphology* 167: 249-264.
- ALEXANDER RMcN, AS JAYES, GMO MALOIY & EM WATHUTA (1979) Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). *Journal of Zoology, London* 189: 305-314.
- ALLEN TFH & TB STARR (1982) *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. The University of Chicago Press, USA.
- BARASH DP (1982) *Sociobiology and Behavior*. Elsevier, USA.
- BARD JBL (1977) A unity underlying the different zebra striping patterns. *Journal of Zoology* 183: 527-539.

- BATESON G (1963) The role of somatic change in evolution. *Evolution* 17: 529-539.
- BATESON G (1979) *Mind and Nature*. Fontana, London.
- BEILES A, G HETH & E NEVO (1984) Origin and evolution of assortative mating in actively speciating mole rats. *Theoretical Population Biology* 26: 265-270.
- BROWN JH & GA LIEBERMAN (1973) Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 775-787.
- BUSH GL, SM CASE, AC WILSON & JL PATTON (1977) Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* 74: 3942-3946.
- CAIRNS J, J OVERBAUGH & S MILLER (1988) The origin of mutants. *Nature* 335: 142-145.
- CARSON HL (1957) The species as a field for gene recombination. In Mayr E (ed). *The species problem*: 23-38. A.A.A.S. Publication 50, Washington D.C.
- DARWIN Ch (1859) *El Origen de las Especies*. Ed. Sarpe, España.
- de BEER GR (1958) *Embryos and Ancestors*. Clarendon, Oxford.
- de SOUZA HML, AB da CUNHA & EP dos SANTOS (1970) Adaptive polymorphism of behavior evolved in laboratory populations of *Drosophila willistoni*. *American Naturalist* 104: 175-189.
- DOBZHANSKY T, LG STEBBINS, FJ AYALA & J VALENTINE (1977) *Evolución*. Omega, España.
- ELDREDGE N (1985) *Unfinished Synthesis: Biological hierarchies and modern evolutionary thought*. Oxford University Press, New York.
- ELDREDGE N & SJ GOULD (1972) Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In Schopf TJM (ed). *Models in Paleobiology*: 82-115, Freeman, Cooper, San Francisco.
- ELDREDGE N & J CRACRAFT (1980) *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- ENDLER JA (1986) *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton, New York.
- GALEF BG (1976) Social transmission of acquired behavior: a discussion of tradition and social learning in vertebrates. *Advances in the study of behavior* 6: 77-100.
- GALEF BG (1988) Imitation in animals: history, definition, and interpretation of data from the psychological laboratory. In Zentall TR & BG Galef Jr. (eds). *Social learning: psychological and biological perspectives*: 3-28, Erlbaum, Hillsdale, New Jersey.
- GALEF BG (1990) Tradition in animals: field observations and laboratory analysis. In Bekoff M & D Jamieson (eds). *Comparative perspectives*: 74-95, Westview Press, Boulder, Colorado.
- GALIS F (1993) Interactions between the pharyngeal jaw apparatus, feeding behaviour, and ontogeny in the cichlid fish, *Haplochromis piceatus*: a study of morphological constraints in evolutionary ecology. *The Journal of Experimental Zoology* 267: 137-154.
- GOLDSCHMIDT R (1940) *The material basis of evolution*. Yale University press, New Haven.
- GOULD SJ (1980) Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology* 6: 119-130.
- GOULD SJ (1982) Darwinism and the expansion of evolutionary theory. *Science* 216: 380-387.
- GOULD SJ (1989) A developmental constraint in *Cerion*, with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution. *Evolution* 43: 516-539.
- GOULD SJ & RC LEWONTIN (1979) The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society (London)* 205: 581-598.
- GOULD SJ & ES VRBA (1982) Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- GRANT BR & PR GRANT (1989) Evolutionary dynamics of a natural population. The large cactus finch of the Galápagos. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- GRANT V (1958) The regulation of recombination in plants. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* 23: 337-363.
- GRANT V (1981) *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York.
- GRIFFIN DR (1984) *Animal Thinking*. President and fellows of Harvard College Press.
- HALL BK (1992) Waddington's legacy in development and evolution. *American Zoologist* 32: 113-122.
- HARVEY PH & JR KREBS (1990) Comparing brains. *Science* 249: 140-146.
- HILDEBRAND M (1985) Digging of quadrupeds. In Hildebrand M, DM Bramble, KF Liem & DB Wake (eds). *Functional Vertebrate Morphology*: 89-109, Harvard University Press, Cambridge.
- HOAR WS (1966) *General and comparative physiology*. Prentice Hall/Englewood Cliffs, New Jersey.
- HOLLAND P, P INGHAM & S KRAUSS (1992) Mice and flies head to head. *Nature* 358: 627-628.
- HUXLEY J (1942) *Evolution, The Modern Synthesis*. Allen and Unwin, London.
- JERISON HJ (1973) *Evolution of the brain and intelligence*. Academic Press, New York.
- JORGENSEN R (1993) The germinal inheritance of epigenetic information in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society London (B)* 339: 173-181.
- KETTLEWELL HBD (1958) A survey of the frequencies of *Biston betularia* (L) (Lep) and its melanic form in Great Britain. *Heredity* 12: 51-72.
- KETTLEWELL HBD & DL CONN (1977) Further background choice experiments on cryptic Lepidoptera. *Journal of Zoology, London* 181: 371-376.
- KUHN TS (1989) ¿Qué son las revoluciones científicas? y otros ensayos. Ed. Paidós, Barcelona, España.
- LALAND KN (1992) A theoretical investigation of the role of social transmission in evolution. *Ethology and Sociobiology* 13: 87-113.
- LALAND KN & HC PLOTKIN (1990) Social learning and social transmission of foraging information in Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Animal Learning and Behavior* 18: 246-251.
- LEHMANN WH (1963) The forelimb architecture of some fossorial rodents. *Journal of Morphology* 113: 59-76.
- LENSKIRE & JE MITTLER (1993) The directed mutation controversy and neo-darwinism. *Science* 259: 188-194.
- LESSA EP (1990) Morphological evolution of subterranean mammals: integrating structural, functional, and ecological perspectives. In Nevo E & OA Reig (eds). *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*: 211-230, Wiley-Liss, New York.

- LESSA EP & CHS THAELE (1989) A reassessment of morphological specialization for digging in pocket gophers. *Journal of Mammalogy* 70: 689-700.
- LEWIS EB (1991) Cluster of master control genes regulate the development of higher organisms. *The Journal of the American Medical Association* 267: 1524-1531.
- LEWIS H (1966) Speciation in flowering plants. *Science* 152: 167-172.
- LEWONTIN RC (1979) La adaptación. En *Evolución*: 139-151, Ed. Labor, Barcelona, España.
- LIVEZEY BC (1992) Flightlessness in the Galápagos cormorant (*Compsohalieu* [Nannopterum] *harrisi*): Heterochrony, giantisms and specialization. *Zoological Journal of the Linnean Society* 105: 155-224.
- LORENZ KZ (1961) Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 18: 139-187.
- LUMER H (1940) Evolutionary allometry in the skeleton of the domesticated dog. *American Naturalist* 74: 439-450.
- MAIN KL (1987) Predator avoidance in seagrass meadows: prey behavior, microhabitat selection, and cryptic coloration. *Ecology* 68: 170-180.
- MARLER P & WJ HAMILTON (1966) *Mechanisms of animal behavior*. John Wiley & Sons, New York.
- MATURANA RH y GF VARELA (1990) *El árbol del conocimiento*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- MAYO O (1983) *Natural selection and its constraints*. Academic Press, England.
- MAYR E (1958) Behavior and systematic. In Roe A & GG Simpson (eds). *Behavior and Evolution*: 341-362, Yale University Press, New Haven.
- MAYR E (1960) The emergence of evolutionary novelties. In Tax S (ed). *The evolution of life*: 349-380, University of Chicago Press, Chicago.
- MAYR E (1961) Cause and effect in biology. *Science* 134: 1501-1506.
- MAYR E (1966) *Animal Species and Evolution*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- MAYR E (1982) Especiación y Macroevolución. *Interciencia* 8: 133-143.
- McNAMARA KJ (1982) Heterochrony and phylogenetic trends. *Paleobiology* 8: 130-142.
- McNAMARA KJ (1986) A guide to the nomenclature of heterochrony. *Journal of Paleontology* 60: 4-13.
- MONOD J (1972) *Chance and Necessity*. Random House, New York.
- MOORE BR (1992) Avian movement imitation and a new form of mimicry: tracing the evolution of a complex form of learning. *Behaviour* 122: 231-263.
- MULLER GB & GP WAGNER (1991) Novelty in Evolution. *Annual Review of Ecology and Systematic* 22: 229-256.
- NEVO E (1979) Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematic* 10: 269-308.
- NEVO E (1986) Evolutionary behavior genetics in active speciation and adaptation of fossorial mole rats. *Proceedings of the international meetings on variability and behavioral evolution*: 39-109, Roma.
- NEVO E & G HETH (1976) Assortative mating between chromosome forms of the mole rat, *Spalax ehrenbergi*. *Experientia* 32: 1509-1510.
- NEVO E, M CORTI, G HETH, A BEILES & S SIMSON (1988) Chromosomal polymorphisms in subterranean mole rats: origin and evolutionary significance. *Biological Journal of the Linnean Society* 33: 309-322.
- OHTA T (1992) The nearly neutral theory of molecular evolution. *Annual Review of Ecology and Systematic* 23: 263-286.
- O'NEILL RV, DL DeANGELIS, JB WAIDE & TFH ALLEN (1986) *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- PERRIN N & J TRAVIS (1992) On the use of constraints in evolutionary biology and some allergic reactions to them. *Functional Ecology* 6: 361-363.
- PIAGET J (1979) *Behavior and Evolution*. Routledge and Kegan Paul, London.
- PIAGET J y R GARCIA (1982) *Epistemología e historia de la ciencia*. Siglo XXI, Méjico.
- PIRLOT P (1976) *Morfología evolutiva de los cordados*. Ed. Omega, Barcelona, España.
- PRIGOGINE I y I STENGERS (1991) *Entre el tiempo y la eternidad*. Ed. Alianza, Buenos Aires.
- RAFF RA & C KAUFMAN (1983) *Embryos, genes and evolution*. Macmillan, New York.
- REIG OA (1979) El significado biológico-poblacional y evolutivo de los cambios en el sistema cromosómico, con especial referencia a los vertebrados. En Rabinovich J y G Halffter (eds). *Tópicos de ecología contemporánea*: 87-110, Fondo de Cultura Económica, México.
- REIG OA (1983) Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales. Informe final IX Claz Perú: 37-57.
- REIG OA (1987) Notes on biological progress, the changing concept of anagenesis, and macroevolution. *Genética Ibérica* 39: 473-520.
- RIEDL R (1978) *Order in Living Organisms*. Chichester, Wiley.
- ROSE MR & WF DOOLITTLE (1983) Molecular biological mechanisms of speciation. *Science* 220: 157-162.
- SCHEINER SM & RF LYMAN (1991) The genetic of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *Journal of Evolutionary Biology* 4: 23-50.
- SCHWARTZ OA & KB ARMITAGE (1980) Genetic variation in social mammals: the marmot model. *Science* 207: 665-667.
- SIMPSON GG (1967) *Life in the past. An introduction to paleontology*. Doubleday & Co., New York.
- STANLEY SM (1979) *Macroevolution: pattern and process*. Freeman and Co., San Francisco.
- SYVANEN M (1984) The evolutionary implications of mobile genetic elements. *Annual Review of Genetics* 18: 271-293.
- TAUBER CA & MJ TAUBER (1977) Sympatric speciation based on allelic changes at three loci: evidence from natural populations in two habitats. *Science* 197: 1298-1299.
- TEMPLETON AR (1981) Mechanisms of speciation - a population genetics approach. *Annual Review of Ecology and Systematic* 12: 23-48.
- TORREY T (1978) *Morphogenesis of the vertebrates*. John Wiley & Sons, New York.
- TRIVERS R (1985) *Social Evolution*. Benjamin/Cummings, California.

- VASSALLO AI (1993) Habitat shift after experimental removal of the bigger species in sympatric *Ctenomys talarum* and *Ctenomys australis* (Rodentia: Octodontidae). *Behaviour* 127: 247-263.
- VASSALLO AI & C BUSCH (1992) Interspecific agonism between two sympatric species of *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae) in captivity. *Behaviour* 120: 40-50.
- WADDINGTON CH (1957) *The strategy of the genes*. Allen and Unwin, London.
- WAGNER GP (1984) Coevolution of functionally constrained characters: prerequisites for adaptive versatility. *Biosystems* 17: 51-55.
- WAKE DB (1982) Functional and evolutionary morphology. *Perspectives in Biology and Medicine* 25: 603-620.
- WELTY C (1955) Las aves como máquinas voladoras. En *Vertebrados: Estructura y Función*: 70-74, Blume, Madrid, España.
- WILSON EO (1975) *Sociobiology*. The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Massachusetts.
- WILSON AC, GL BUSH, SM CASE & MC KING (1975) Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* 72: 5061-5065.
- WYLES JS, JG KUNKEL & AC WILSON (1983) Birds, behavior, and anatomical evolution. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* 80: 4394-4397.
- ZISWILER V (1980) *Vertebrados*. Ed. Omega, Barcelona, España.