

EUNSA
Editorial Universidad Nacional de Salta



Tópicos sobre la Evolución

Editado por M. Fabrezi



Instituto de Bio y GeoCiencias del NOA
UNSa – CONICET

Tópicos sobre la evolución / Fernando Lobo..... [et.al.]; compilado por Marissa Fabrezi – 1^{ra} ed. –
Salta: Universidad Nacional de Salta, 2010.

42pp.; 29 x 21cm.

ISBN 978-987-633-058-9

1. Ciencias Biológicas. 2. Enseñanza Superior. I. Lobo, Fernando, II. Fabrezi, Marissa, comp.

CDD 574.071 1

Fecha de catalogación: 31/08/2010

Título: “Tópico sobre la evolución”.

Nombres del o los compiladores: Marissa Fabrezi

Año: 2010

Universidad Nacional de Salta

Buenos Aires 177 – Salta Capital – CP 4400 – Argentina

Tel.: 0387-4325745/744 – Fax: 0387-4325745

E-mail: eunsa@unsa.edu.ar

Web: www.seu.unsa.edu.ar

Edición: 1ra. Edición.

I.S.B.N. N°: 978-987-633-058-9

EUNSA – Editorial de la Universidad Nacional de Salta

Dirección: Lic. Rubén Emilio Correa, Secretario de Extensión Universitaria / a cargo.

Registros: Sr. Juan Carlos Palavecino

Diseño: Marissa Fabrezi

Queda hecho el depósito que marca la Ley 11.723

Queda prohibida la reproducción total o parcial del texto de la presente obra en
cualquiera de sus formas, electrónica o mecánica, sin el consentimiento previo y escrito
del autor.

Contenidos

Prólogo	ii
Agradecimientos	iii
La representación gráfica de la Evolución. Su origen. <i>Fernando Lobo. IbiGeo-CONICET y Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta</i>	1
Evidencias geológicas de la Evolución <i>Silvina Guzmán y Marissa Fabrezi. IbiGeo-CONICET y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta</i>	7
Ontogenia y Filogenia <i>Marissa Fabrezi. IbiGeo-CONICET y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta</i>	14
Evolución y algunas de sus evidencias: órganos vestigiales y atavismos. <i>Silvia Quinzio. IbiGeo-CONICET y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta</i>	18
Evolución y diversificación de los Odonatos <i>Natalia von Ellenrieder. IbiGeo-CONICET y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta</i>	22
Evolución de las yuskas <i>Luis Fernández. CONICET- Fundación Miguel Lillo</i>	26
Adaptación y Plasticidad <i>Javier Goldberg. IbiGeo-CONICET y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta</i>	31
Evolución de la viviparidad en peces teleósteos <i>Virginia Martínez. IbiGeo-CONICET y Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta</i>	35
La habilidad prensil en los Tetrápodos. <i>Virginia Abdala. CONICET- Fundación Miguel Lillo y Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán.</i>	40

Prólogo

Durante el año 2009, los científicos del mundo celebramos los 200 años del nacimiento de Charles Darwin como un acontecimiento significativo y detonante de las grandes teorías e ideas en torno a las Ciencias Naturales.

El Instituto de Bio y Geociencias del NOA de la Universidad Nacional de Salta, por su relación de pertenencia a esta casa de estudios desde el Museo de Ciencias Naturales, la Facultad de Ciencias Naturales y el Consejo de Investigación, no podía dejar de participar en este homenaje.

Pensamos diferentes maneras de hacerlo y coincidimos que lo mejor era escribir sobre cómo abordamos el estudio de la evolución desde distintos campos y disciplinas y con diferentes metodologías y herramientas.

Surgió así este conjunto de contribuciones que decidimos llamar "Tópicos sobre la Evolución" que intenta presentar a la Evolución como un cuerpo de conocimientos que en su tiempo, Darwin trató de organizar e interpretar. También resaltamos algunos acontecimientos previos, como el nacimiento de la Geología como disciplina científica y el trabajo de los anatomistas comparados, que favorecieron y dieron argumentos a las ideas de Darwin.

Desde su nacimiento, la obra de Darwin mantiene su vigencia y se enriquece. Si nos preguntamos qué es la evolución tendremos una infinidad de respuestas: para algunos es adaptación con especialización; para otros es la persistencia a lo largo del tiempo; hay quienes la consideran el resultado de una diversificación exitosa; y hay quienes enfatizan en las extinciones como un componente fundamental de los procesos evolutivos. Estas distintas miradas, parciales pero no equivocadas, tienden a responder preguntas que son inherentes a nuestra curiosidad.

Esperamos que nuestros lectores encuentren los temas atractivos y, más allá de algunos términos técnicos, puedan apreciar los distintos abordajes que presentamos.

Al finalizar la preparación de esta obra recibimos la noticia de la firma del convenio firmado entre las autoridades de la Universidad Nacional de Salta y del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas en el que se reconoce nuestro Instituto de Bio y Geociencias como centro de investigación de doble pertenencia UNSa-CONICET. Esto implica una mayor responsabilidad institucional, no sólo en lo concerniente a nuestra labor científica sino también en nuestra manera de presentar a la sociedad sus resultados. Por esta razón, presentamos "Tópicos sobre la Evolución" como una manera no sólo de homenajear a Darwin sino también para honrar el compromiso que asumimos ante la Universidad Nacional de Salta y el CONICET.

Marissa Fabrezi
IBIGEO, Salta, noviembre de 2009.

Agradecimientos:

En primer lugar a todos los autores que entusiastamente realizaron las contribuciones, todas ellas originales tanto en contenidos y en la mayoría de las ilustraciones. Fernando Hongn colaboró con fotografías para el capítulo "Evidencias Geológicas de la Evolución" y María José Tulli aportó las correspondientes para el capítulo "La habilidad prensil en los Tetrápodos".

Gladys Monasterio y José Salfity, ambos profesores de la Universidad Nacional de Salta, actuaron como revisores invitados por el Consejo Editorial y realizaron observaciones, críticas y sugerencias enriquecedoras que resultan además en un estímulo para planificar nuevos proyectos de divulgación.

Susana González, miembro del Consejo Editorial y Darío Barrios, de EUNSa, se ocuparon del proceso editorial.

Marissa Fabrezi
IBIGEO, Salta, junio de 2010.

La representación gráfica de la Evolución. Su origen.

Fernando Lobo. CONICET-Instituto de Bio y Geociencias y Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta. Mendoza 2. 4400-Salta. República Argentina

Una vez formulada explícitamente la teoría de la evolución por Charles Darwin y Alfred Russell Wallace se reveló ante la mayoría de los biólogos y naturalistas que la cada vez más creciente e impactante diversidad de formas y organismos que estudiaban y describían se debía a una causa común. Que todos los seres vivos no representaban unidades fijas e inmutables en el tiempo originados en un solo evento desde el comienzo de la historia de la tierra, sino que se trataba de un proceso gradual y lento producido a lo largo de millones de años. Las especies, se originaban a partir de otras y entre ellas existía una relación de parentesco.

¿De qué manera entonces podía representarse ese parentesco? De la misma manera que ya el hombre desde hace mucho tiempo representaba la genealogía de su familia particular, en forma de árboles; de allí a representar esta nueva “genealogía de especies” (filogenia) también en forma de árboles no sorprende que fuera naturalmente adoptada por los biólogos. El mismo Darwin (1837), en sus anotaciones buscó representar las relaciones que intuía entre los animales que eran objeto de su estudio mediante esquemas en forma de árbol (Fig. 1). Wallace (1855) también había sugerido en una publicación un sistema de ramificaciones intrincadas como la de un árbol o el sistema vascular del cuerpo humano. Haeckel (a partir de 1863) se va a encargar de difundir con sus trabajos este tipo de representación con sus árboles de la vida. La formulación de la Teoría de la Evolución por Darwin y Wallace implicaba la proposición de procesos (y entre ellos como principal la selección natural) y los árboles pasaban a constituir los patrones que esos procesos producían.

¿A qué se debe que esta representación en forma de árboles haya sido y es hasta

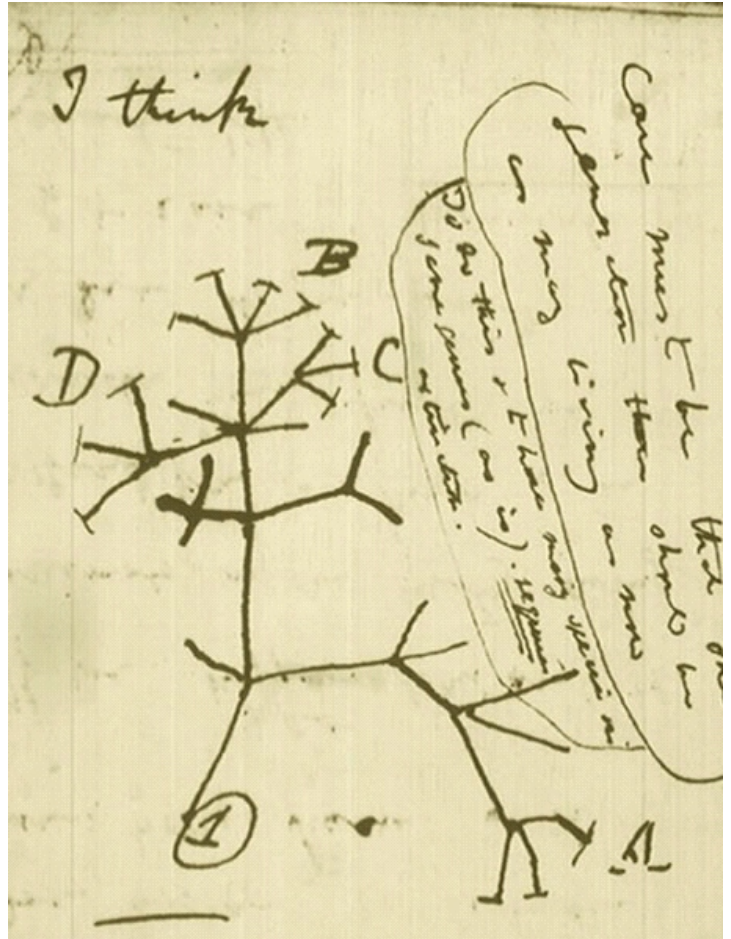


Figura 1: Gráfico de Darwin de 1837 (el “coral de la vida”). Empieza a referirse en términos de árbol en 1854.

nuestros días la más exitosa para representar la evolución? Los árboles representan un esquema o diagrama unidireccional y jerárquico (Fig. 2) que puede ajustarse muy adecuadamente a la historia de la vida. ¿Porqué unidireccional? Porque el transcurso del tiempo a través del cual sucede el proceso evolutivo lleva una dirección única desde los tiempos precámbricos hasta el actual. Es jerárquico porque los grupos naturales que se pueden identificar en un árbol están reconocidos por origen común (**ancestría**) al cual se deben todos sus descendientes (**monofilia**) y ningún otro organismo de otra parte de ese árbol, en cada momento de ramificación del árbol se establece nueva relación de inclusión (**anidamiento**). Se trata

pues de una representación no solamente gráfica sino también lógica.

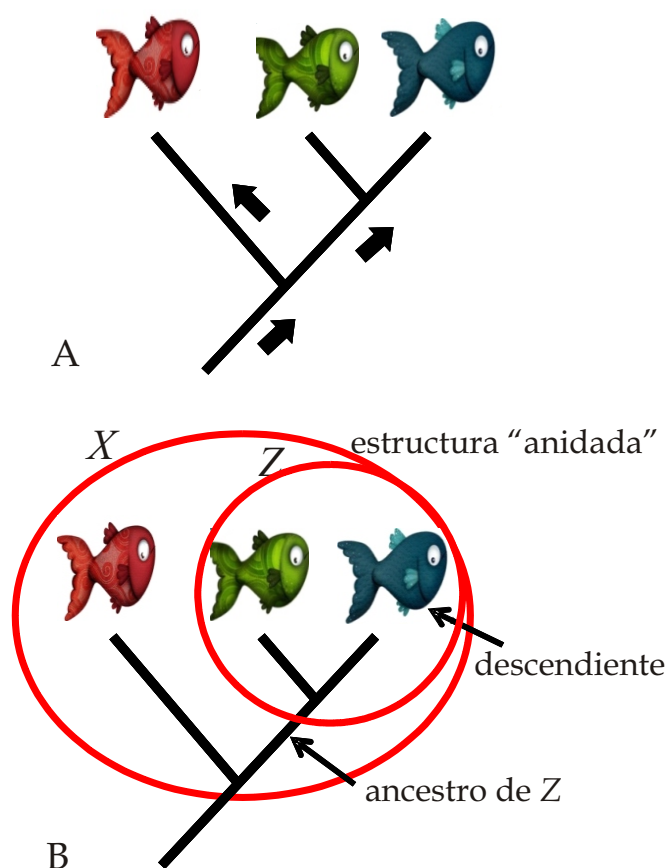


Figura 2: A. El tiempo geológico implica millones de años. Los cambios y la formación de nuevas ramas en la escala temporal ocurren de una manera unidireccional. B. La jerarquía de relaciones expresada en un árbol. Un grupo monofilético incluye un ancestro y todos sus descendientes. Este grupo a su vez está incluido en otro y así sucesivamente.

¿Cómo representamos actualmente la Evolución? (¿Cómo se construyen los árboles?)

Alrededor de unos cien años después de la publicación del *Origen de las especies*, un entomólogo alemán, Willi Hennig (1950) comenzó una nueva revolución en el campo de la biología, ahora proponía los conceptos fundamentales para finalmente poder construir de manera racional y objetiva los árboles filogenéticos. Hasta ese entonces la construcción de los árboles no seguía un método y principios comunes a todos los investigadores, se trataba de representaciones intuitivas y en muchos casos arbitrarias basadas en unos pocos caracteres de los organismos.

La reconstrucción de los patrones producto de la evolución, la llamada “reconstrucción filogenética”, está basada en pocos pero muy sólidos principios (Kitching et. Al., 1998; Schuh, 2000). La clave en la recuperación de la filogenia es reconocer las novedades evolutivas, llamadas **apomorfias**, que nos indican que dos o más especies están relacionados entre sí y que esas novedades fueron heredadas por tales especies de un ancestro en común. Por ejemplo (Fig. 3), tenemos un grupo de lagartijas que deseamos estudiar (indicado con un círculo negro), desconocemos las relaciones entre sus miembros y existe un carácter que solamente sucede en algunas de las especies: las “manos y patas rojas” que no se encuentra en las demás especies ni tampoco en otros grupos externos al nuestro; entonces podemos postular que aquellas que presentan ese carácter están emparentadas y lo habrían heredado de un ancestro en común. Lo contrario sería postular que las manos y patas rojas se habrían originado independientemente en esas especies (**homoplasias**) y que ellas en realidad no están relacionadas. La base de este tipo de análisis es diferenciar entonces aquellos caracteres que representan apomorfias de aquellos que son homoplasias, quedándose con las hipótesis (árboles) que mejor expliquen nuestros datos. El análisis de este tipo se realiza extensivamente para conjuntos de caracteres que pueden ser muy grandes (cientos a miles) incluyéndose caracteres morfológicos, ecológicos, moleculares, etc. y se realizan con la ayuda de software específicos (por ejemplo TNT, Goloboff et al. 2003).

¿Qué significa que mejor expliquen nuestros datos? Sabemos que existen para un número determinado de especies un número finito de combinaciones posibles (topologías/árboles) ¿Cómo decidimos con cual quedarnos? Los criterios más utilizados son el principio de la **parsimonia** (que plantea seleccionar la/las hipótesis que representen el menor número de cambios del conjunto general de caracteres (cada cambio de un carácter cualquiera en el árbol es una hipótesis que hay que aceptar para justificar nuestra construcción, cuanto menos de esas hipótesis particulares formulemos más tranquilos estaremos de no estar generando

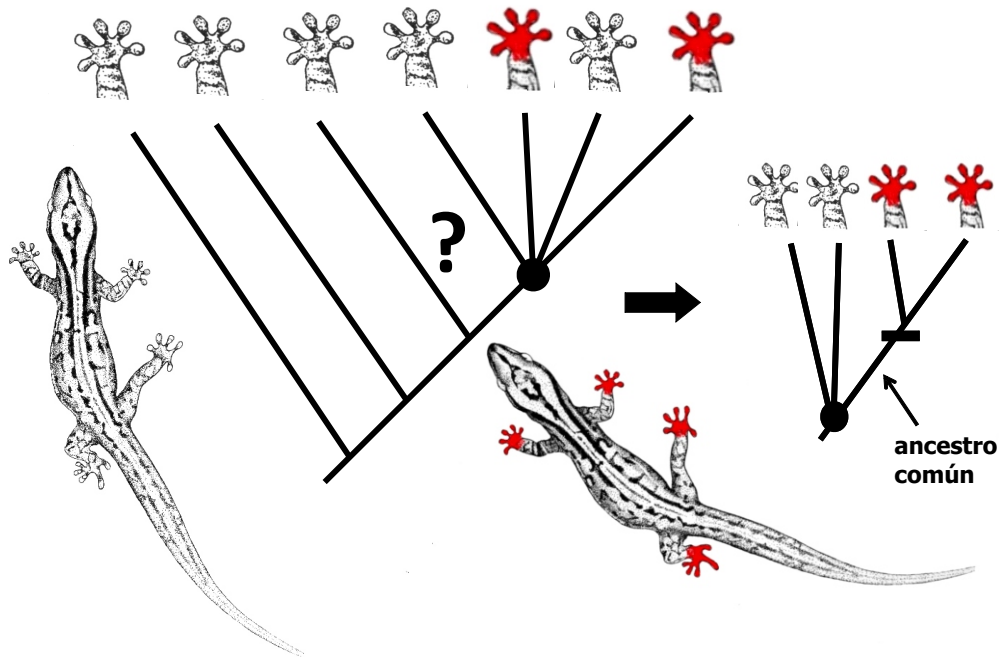


Figura 3: Si deseamos estudiar un grupo de lagartijas (indicado con un círculo negro), del cual desconocemos las relaciones entre sus miembros y existe un carácter que solamente se presenta en algunas de las especies: las “manos y patas rojas”, que no se encuentra en las demás especies ni tampoco en otros grupos externos al nuestro; entonces podemos postular que aquellas que presentan ese carácter están emparentadas y lo habrían heredado de un ancestro en común. Lo contrario sería proponer que las manos y patas rojas se habrían originado independientemente en esas especies (homoplasias) y que ellas en realidad no están relacionadas.

“explicaciones extra” innecesarias o arbitrarias). Este criterio, es usado por los morfólogos y también por parte de los sistemáticos moleculares. Otros criterios aplicados, **máxima verosimilitud** y **análisis bayesianos**, han sido propuestos por sistemáticos moleculares quienes plantean modelos de evolución para las secuencias de ADN e incluyen en la estimación probabilística de sus árboles dichos modelos. Las hipótesis más aceptables son aquellas que mejor representen al conjunto de los datos calculándose las probabilidades de ramas y topologías y considerando el modelo seleccionado. Aplicando estos criterios alternativos, pueden encontrarse resultados congruentes (árboles muy semejantes), cuando el muestreo de especies e información es muy completo y bien realizado, pero no siempre es el caso y los investigadores deben estar advertidos de la naturaleza diferente de los métodos que aplican.

Usos actuales de los árboles

El contar con árboles filogenéticos (cladogramas) permite a los biólogos construir clasificaciones naturales que reflejen la historia de los organismos, su evolución y relaciones de parentesco (filogenéticas). El ejemplo clásico de los reptiles nos ilustra fácilmente sobre su importancia. Tradicionalmente las aves, debido a que presentan numerosos cambios apomórficos exclusivos presentan “un aspecto” muy diferente de los demás vertebrados y como consecuencia, se les otorgó la misma categoría que a Reptiles (Clase). El error importante consistió en incluir en un mismo grupo a los dinosaurios y cocodrilos junto a tortugas y lepidosaurios (lagartijas y víboras), cuando en realidad sus parientes más cercanos son las aves. Como toda construcción verdaderamente científica cuenta con valor predictivo: si tuviéramos que estudiar o evaluar algún aspecto biológico de los cocodrilos es probable que encontremos lo mismo en las aves antes que en una lagartija (por ejemplo la formación y cuidado del nido y puesta y muchísimos otros caracteres), de allí que resulta

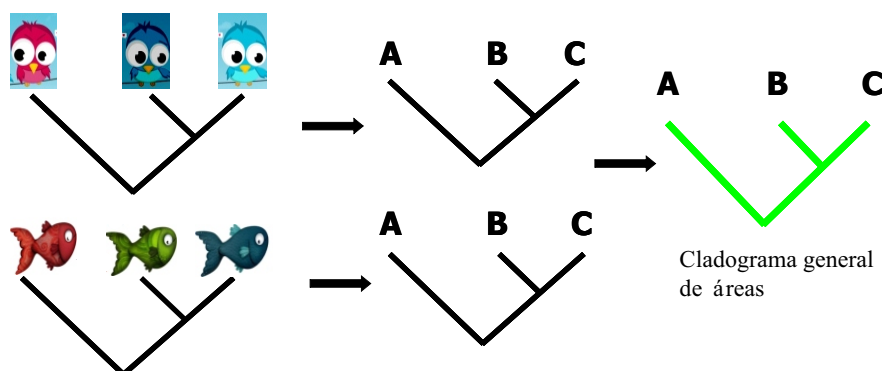


Figura 4: Los cladogramas de distintos grupos de organismos nos indican también cladogramas de las áreas individuales donde se encuentran. Estos patrones repetidos sugieren una historia común para los organismos y también de la historia de sus áreas de distribución

muy importante reflejar la filogenia en las clasificaciones.

Antes de la época de Darwin y Wallace, los organismos eran entidades fijas y no sufrían cambios o estos eran muy restringidos, luego del advenimiento de la teoría evolutiva se alcanzó la noción de que los seres vivos evolucionaban y esto sucedía en un escenario geológico prácticamente inmutable. Recién a mediados del siglo XX, León Croizat fue el responsable de otro gran cambio en la concepción de la biogeografía, rescatando la teoría de Wegener de la Deriva Continental junto con la Teoría de la Evolución expresó en una de sus obras más importantes, “la tierra y los seres vivos evolucionan juntos”. Actualmente, utilizando la información contenida en cladogramas se pueden abordar distintos tipos de estudios biogeográficos, por ejemplo optimizar (mapear las áreas que en las que las especies se encuentran) para reconocer las áreas ancestrales en el árbol. También la congruencia de las historias de distintos grupos de organismos, permite la búsqueda de patrones históricos comunes que afectaron la región que ellos ocupan (Fig. 4). Esta comparación consiste básicamente en reemplazar las especies en los árboles por sus áreas de distribución y entonces las dicotomías comunes para las mismas áreas entre árboles distintos nos hablan de historias comunes en esa gran región en la que se fragmentaron las biotas ancestrales (**vicarianza** implica eventos geológicos o paleoclimáticos que dividen una población ancestral separando geográficamente a sus descendientes, los que posteriormente pueden originar nuevas especies) (Humphries & Parenti, 1999).

Contando con los árboles filogenéticos se pueden realizar estudios de coevolución que van más allá de la simple formulación de hipótesis ya que a partir de los árboles, por ejemplo, de un hospedador y un parásito, se puede estimar el grado de codivergencia entre los mismos y falsear la hipótesis de que estas coincidencias se deben al azar. También se pueden poner a prueba hipótesis adaptacionistas, y cotejar si siempre que existe un modo de vida determinado ha aparecido en el árbol del grupo una modificación morfológica o fisiológica acorde. La evolución de cualquier característica, biológica, ecológica, morfológica cualquiera puede “mapearse” en un árbol y así plantear nuevos interrogantes sobre la función y el porqué del origen de ese mismo carácter (Fig. 5). Es decir que a diferencia del pasado, ya no se emiten más escenarios y explicaciones narrativas sobre la evolución de distintas estructuras sin evaluar efectivamente esas hipótesis en los árboles.

Las evidencias de la evolución ya no sólo se pueden ver en las morfologías de especies actuales y fósiles, en sus biologías, fisiologías, etc. sino también, el proceso evolutivo mismo (cambio y mutaciones). Además, el patrón histórico puede estudiarse en un laboratorio como lo hicieron Hillis y sus colaboradores (1992) trabajando con un virus conocido (los virus son los seres vivos más simples que cuentan con tiempos generacionales muy abreviados). Ellos separaron una cepa original en poblaciones hijas generando una filogenia o historia conocida; en un tiempo inicial (0) dividieron la cepa original en dos; en un tiempo 1 separaron esas dos, en dos cepas hijas (ahora 4 linajes separados) y continuaron así

hasta obtener numerosos linajes descendientes. Al finalizar, determinaron las secuencias de cadenas de ADN de todas las cepas distintas y las analizaron siguiendo las mismas técnicas cladísticas corrientes que actualmente se utilizan para animales y plantas, actuales y fósiles (**parsimonia** y **máxima verosimilitud**) y recuperaron un árbol que representaba exactamente el patrón por ellos realizado de fragmentación y aislamiento del virus. A diferencia del resto de los sistemáticos trabajando en otros grupos, ellos conocían perfectamente cuando se habían aislado las poblaciones, cuánto tiempo había transcurrido y contaban con el árbol verdadero. Este tipo de experimentos brindan una gran confianza entonces en los métodos y principios utilizados actualmente para la reconstrucción del árbol de la vida.

La trascendencia de la información de estos patrones evolutivos expresados en forma de árboles es utilizada en una diversidad de otras disciplinas, en el campo de la conservación, por ejemplo, puede servir para valorar diferencialmente a los distintos linajes según su posición filogenética (las ramas más basales y aisladas del árbol deberían protegerse más), lo que sin ningún método podemos intuir del Celacanto (pez “fósil viviente” del Océano Indico) o del Tuatara (un lepidosaurio actual restringido a solo dos especies en islas aledañas a Nueva Zelanda, pero más diverso en el registro fósil), resulta más complicado de resolver en grupos actuales con cientos y miles de especies. Estudiando los árboles de esos grupos se pueden proponer prioridades.

El análisis cladístico hasta ha sido utilizado con fines forenses, por ejemplo para probar si la cepa del HIV adquirida por una mujer (inyectada criminalmente por un médico) estaba más emparentada con la cepa que guardaba en su laboratorio el sospechoso antes que con cualquier otra en toda una gran ciudad norteamericana (Crisci & Katinas, 1997).

La rigurosidad y efectividad de estos métodos de reconstrucción histórica que hubieran deseado tener los biólogos en los tiempos de Darwin (ahora disponibles)

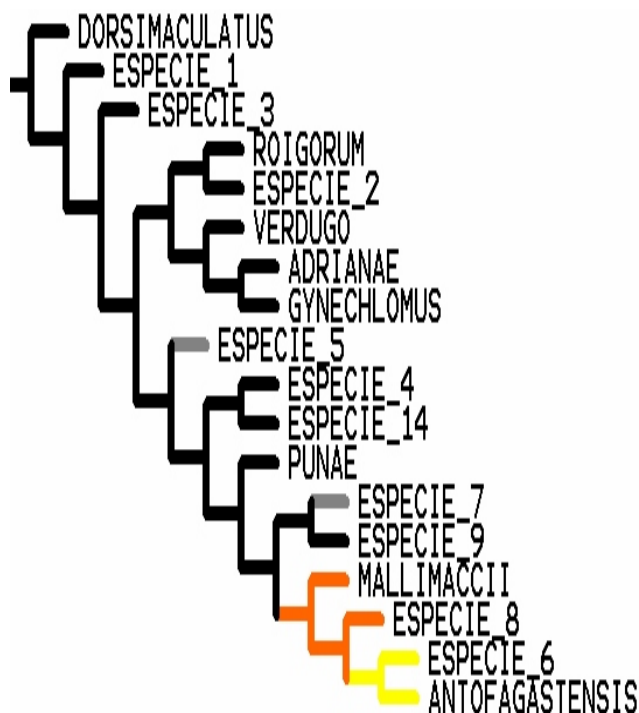


Figura 5: El color reproductivo se originó una sola vez en las hembras de este grupo de lagartijas y en el transcurso de su evolución sufrió un solo cambio de anaranjado a amarillo.

trascienden los límites de la misma Biología. En otras disciplinas, por ejemplo, las técnicas cladísticas se ha usado para estudiar la evolución y filogenia de las lenguas (Mace & Holden, 2005).

Luego de 150 años los sueños de Darwin, Wallace y de sus contemporáneos de alcanzar a construir el gran árbol de la vida se hace cada vez más real. Para ello, miles de sistemáticos alrededor del mundo estudian afanosamente y describen la diversidad de la vida y analizan y aportan las partes que les corresponden del gran árbol mediante el análisis cladístico. Una pequeña fracción de todo ese aporte se muestra en otros capítulos de esta contribución.

Literatura consultada:

Crisci JV & L Katinas. 1997. La filogenia frente a la justicia. *Ciencia Hoy*. 8 (43).

Crisci JV, L Katinas & P Posadas. 2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Editado por Sociedad Argentina de Botánica.

Darwin C. 1837. First Notebook on Transmutation of Species.

Goloboff P, J Farris & K Nixon. 2003. T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Disponible en: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>

Hennig W. 1950. Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Deutsche Zentralverlag, Berlin.

Hillis DM, JJ Bull, ME White, MR Badgett & IJ Molineux. 1992. Experimental phylogenetics: generation of an known phylogeny. *Science*. 589-592

Humphries C & L Parenti. 1999. *Cladistic Biogeography: Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford University Press. 2nd Edition.). 187 pp.

Kitching I, P Forey, C Humphries & D Williams. 1998. *Cladistics. Theory and Practice*. Oxford University Press. 227 pp.

Mace R. & CJ Holden. 2005. A phylogenetic approach to cultural Evolution. *TRENDS in Ecology and Evolution* Vol.20 No.3

Schuh RT. 2000. *Biological Systematics. Principles and applications*. Cornell University Press, 236 pp.

Wallace AR. 1855. On the Law Which Has Regulated the Introduction of New Species Volume 16 (2nd Series) of the *Annals and Magazine of Natural History*.

Evidencias Geológicas de la Evolución

Silvina Guzmán y Marissa Fabrezi. CONICET-Instituto de Bio y Geociencias y Museo de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta. Mendoza 2. 4400-Salta. República Argentina

Hasta fines del siglo XVIII los relatos del Génesis condicionaron el pensamiento y las interpretaciones que los naturalistas hacían de sus observaciones. Con esta visión, al describir un río, una montaña, o la diversidad en un bosque subyacía la necesidad de interpretarlas con una concepción de tiempo infinitamente mayor que el planteado en los relatos bíblicos. La interpretación actual es representada en la escala geológica del tiempo de la Figura 1.

Las observaciones de campo realizadas por los naturalistas de esa época permitieron formular ciertos "principios" que cuestionaron las ideas creacionistas y dieron origen al nacimiento de la Geología como una disciplina científica. Muchos de los principios geológicos y de otras ciencias nos resultan tan sencillos que podríamos pensar que forman parte de aquellas cosas que nos indica el sentido común. Sin embargo, lo que actualmente nos parece sencillo constituye las bases de algunas ciencias y debemos tener en cuenta que todo conocimiento previo contribuye de algún modo a la construcción de nuestro sentido común. Los principios geológicos surgieron de bases predominantemente empíricas y uno de los principales avances que generaron fue el identificar la repetición de ciertos patrones en la naturaleza que permitió interpretar una iteración de los procesos que les dieron origen.

Así, el **uniformitarismo** plantea que los procesos naturales que actuaron en el pasado son los mismos que actúan en el presente, por lo que "El presente es la clave del pasado". Este principio propone que los eventos geológicos sucedieron gradualmente, tal como se observa en el cambio del curso de un río, la formación de una montaña o la evolución de un glaciar y se opone al **catastrofismo**, según el cual, los caracteres geológicos actuales se originaron repentinamente. El uniformitarismo tiene sus raíces filosóficas en la antigüedad, pero fue mejorado y popularizado por científicos

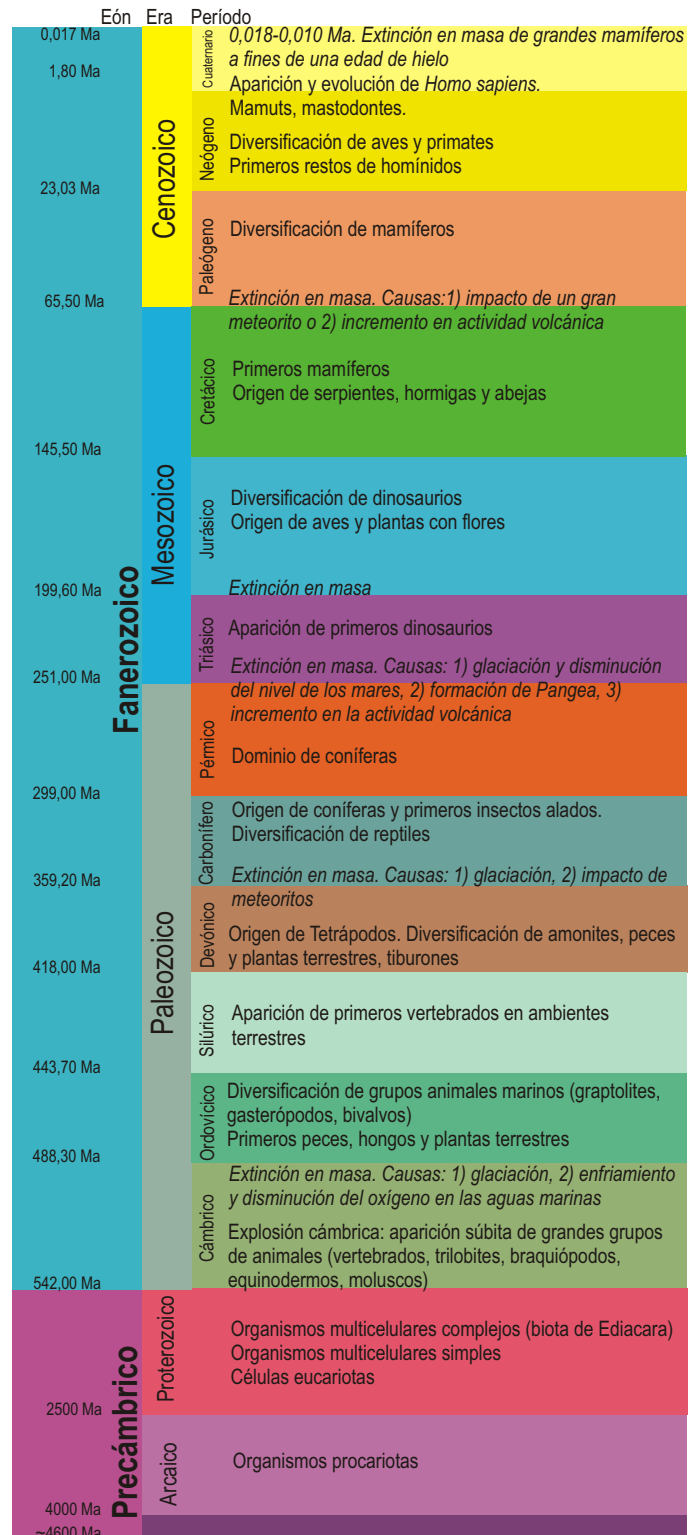


Figura 1: Escala geológica del tiempo.

El relato del Génesis en la Biblia sostenía que la creación del Universo, la Tierra y la Vida había ocurrido en solo siete días como obra de un único Creador. En la figura se muestran los eventos geológicos y evolutivos más importantes y interpretación actual de la edad de la Tierra. La abreviatura Ma implica millones de años.

británicos de los siglos XVIII y XIX, especialmente James Hutton, John Playfair, Charles Lyell y William Whewell (quien acuñó el término).

El principio de **superposición de estratos** establece la relación temporal y espacial de las capas de sedimentos depositadas (estratos) en un determinado período de tiempo. Las ubicadas en la base de una sucesión de estratos son más antiguas que las ubicadas en su techo. Como el depósito de sedimentos ocurre a lo largo del tiempo geológico, las capas más antiguas se encuentran por debajo de las más recientes. En el siglo XI el pensador persa Ibn Sina, más conocido como Avicenna fue el primero en sugerir este principio, pero fue el danés Nicholas Steno, en el siglo XVII, quien formuló con mayor claridad el concepto de superposición de estratos al postular que los estratos rocosos se formaron cuando las partículas (por ejemplo arena o arcilla) en un fluido como el agua caían hacia el fondo; este proceso formaría capas horizontales. De ese modo, este principio de horizontalidad original de los estratos establece que las capas de sedimento se acumulan en posición horizontal y que cualquier desviación de esta disposición se debe a perturbaciones posteriores.

En la Figura 2 se muestra una sucesión de estratos que fueron depositados en diferentes períodos del tiempo geológico y donde se cumple este principio. Si se observa en detalle, las capas inferiores (del Ordovícico Inferior) están plegadas; esto implica una modificación estructural de la disposición original de los estratos. James Hutton en el siglo XVIII encontró relaciones similares a ésta, donde existen procesos que suceden con posterioridad al depósito de los estratos y formación de las rocas; la observación de campo que llevó a formular el principio conocido como relaciones de corte (intrusiones o fallas) fue la presencia de un dique de rocas ígneas (rocas generadas a partir de fundidos) que intruye (atraviesa) una sucesión de rocas sedimentarias; una relación similar es la que se ilustra en la Figura 3 en donde se observa un dique que atravesó rocas ígneas.

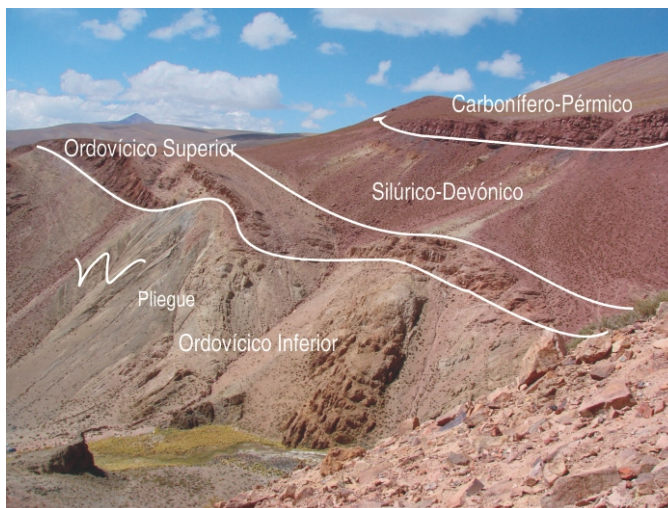


Figura 2: Principio de superposición de estratos, las capas inferiores son más antiguas.

Esta relación condujo a Hutton a concluir que cuando un grupo de rocas es atravesado por otras rocas o cuando estas rocas son desplazadas por una fractura, éstas necesariamente ya existían antes de haber sido desplazadas o intruidas.

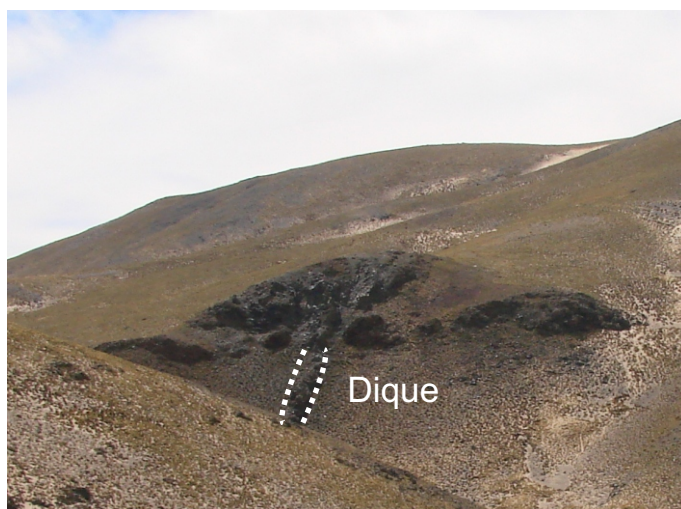


Figura 3: Ejemplo del principio conocido como relaciones de corte. Se observa un dique que atraviesa rocas ígneas.

El principio de **sucesión faunística** se basa en la presencia de restos de organismos en capas sedimentarias. Estos restos de organismos o fósiles son reconocidos por caracteres anatómicos distintos, similares o idénticos a los que presentan los organismos actuales. Si se aplica el principio de sucesión de estratos, los organismos encontrados en las capas inferiores (y que no hayan sufrido perturbaciones espaciales posteriores) serían

más antiguos que los contenidos en las capas superiores. William Smith, a principios del siglo XIX, utilizó los fósiles como herramienta para caracterizar, subdividir y correlacionar estratos entre un área y otra, y fundó así las bases de la bioestratigrafía (véase más adelante). La sucesión faunística no sólo permite correlacionar estratos entre lugares geográficamente distantes, sino también identificar los ambientes en los que estos organismos vivían. Un ejemplo se encuentra en el Cerro San Bernardo (ciudad de Salta, Argentina), donde se han encontrado restos de organismos fósiles (por ejemplo trilobites y bivalvos semejantes a las actuales almejas y mejillones). La presencia de éstos organismos en los sedimentos, indica que se originaron en un ambiente marino (dado que el hábitat de dichos organismos era el mar); además, el tiempo de vida de cada especie animal corresponde a un lapso acotado, que en el registro de la historia de la tierra se denomina biocrón y que nos permite estimar la edad relativa de las rocas que los contienen. De esta forma, la presencia de trilobites en el Cerro San Bernardo indica que las rocas que lo forman se originaron en un ambiente marino durante los tiempos del Paleozoico Inferior (Ordovícico, aproximadamente hace 400 millones de años).

Estos principios de la geología fueron fundamentales para permitir a Charles Darwin desarrollar y formular su teoría sobre la evolución de las especies. Darwin, en su viaje a América del Sur (1831-1836), estudió varios aspectos de la geología de nuestro país y muchas de sus observaciones fueron corroboradas por estudios posteriores.

Durante el siglo XX, la interpretación de los eventos geológicos a partir de estos principios y los postulados de la evolución de las especies se enriquecieron con nuevos descubrimientos paleontológicos y bioestratigráficos. Estos conocimientos permitieron postular teorías revolucionarias en el campo de la geología y biología. A mediados del siglo XX, Alfred Wegener desarrolló la teoría de la deriva de los continentes que se sustentaría en observaciones realizadas por

Snider quien destacó la coincidencia en los contornos de los continentes (por ejemplo América del Sur y África). Así, Wegener propuso que los continentes se desplazaron unos respecto de otros a lo largo de la historia de la Tierra y lo argumentó con distintas evidencias: geodésicas (realizó mediciones de los desplazamientos en el tiempo), geofísicas (aplicó el principio de la isostasia), geológicas (advirtió la presencia de depósitos geológicos formados en ambientes equiparables), paleontológicas (identificó floras y faunas similares) y paleoclimáticas (se basó en rocas características de un tipo climático).

Sobre la base de la teoría de Wegener se formuló la actualmente vigente teoría de la **tectónica de placas**. Sintéticamente, la tectónica de placas es la teoría de las Ciencias Naturales que reúne todo el cuerpo de conocimiento sobre la evolución del planeta en el tiempo geológico y brinda las bases para hipótesis de la evolución de los grandes linajes y biotas en el pasado (Macroevolución).

La tectónica de placas responde preguntas sobre los patrones de ocurrencia de terremotos y erupciones volcánicas, la coincidencia de las formas de los actuales continentes y las capas de fósiles en costas opuestas de los océanos. Usando esta teoría, la geología interpreta cambios en la estructura interna de la Tierra, climas prehistóricos, deriva de los continentes y el desarrollo de los océanos (Figura 4).

Hace 650 millones de años, existía en nuestro planeta un supercontinente que comenzó a fragmentarse en piezas que fueron en parte cubiertas por océanos. Durante el Cámbrico y el Ordovícico, una de estas piezas (Gondwana) derivó desde el Polo Sur hacia latitudes ecuatoriales. Mientras las otras piezas (Laurentia, Siberia y Báltica) se separaban y en gran parte resultaron cubiertas por los mares. Durante el Silúrico, Laurentia y Báltica colisionaron y como resultado se originaron cordones montañosos. En el Devónico, Gondwana se desplazó hacia Euramérica. Los fondos de los océanos se profundizaron, su nivel descendió y como consecuencia las

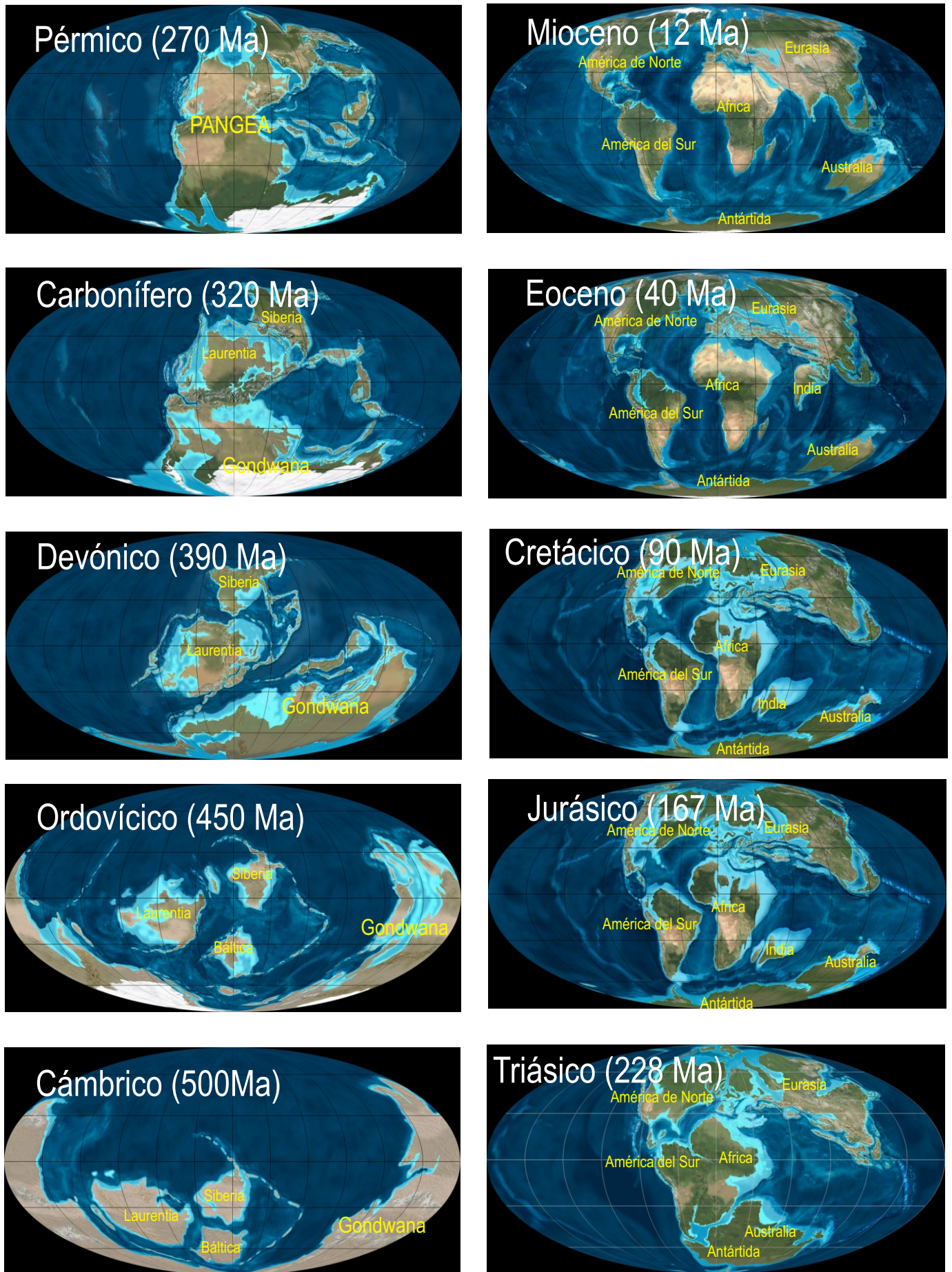


Figura 4: Los principios fundamentales de la geología, los conceptos de la tectónica de placas y nuevas tecnologías para determinar las edades de las rocas permiten reconstruir la historia del planeta desde su origen y predecir cambios futuros. Estos paleomapas ilustran los cambios globales en los continentes desde el Cámbrico hasta el Mioceno.

superficies terrestres se incrementaron, los niveles de dióxido de carbono descendieron y la atmósfera comenzó a enfriarse.

Durante los períodos Carbonífero, Pérmico y Triásico, Gondwana y las masas continentales del norte colisionaron formando Pangea, un supercontinente que se extendió de Polo a Polo. El incremento del fondo oceánico causó también un descenso de los niveles marinos y la disposición de Pangea creó barreras para las corrientes oceánicas que disminuyeron los niveles de oxígeno. Además, la actividad volcánica en el norte de Pangea (Siberia) habría sido también un factor determinante de las extinciones masivas de vertebrados terrestres. En el Jurásico, la ruptura de Pangea originó tres grandes placas Eurasia-América del Norte, África-América del Sur y Australia-Antártida-India que derivaron en direcciones distintas. En los fondos oceánicos, la actividad emergente de capas internas de la tierra originó cordones (dorsales) que incrementaron la separación de las masas continentales y aumentó el nivel de las aguas marinas.

A partir del Cretácico, una intensa actividad volcánica produjo un aumento de temperatura, la efusión de flujos de lava y polvos que bloquearon la radiación solar y generaron lluvias ácidas. Paralelamente, las masas continentales continuaron a la deriva: India se aproximó a Asia, África y América del Sur se alejaron significativamente y el nivel de los océanos comenzó a descender. A fines del Cretácico se produjo el impacto de un meteorito de dimensiones kilométricas que ocasionó cambios globales en el clima, extinguiendo a los dinosaurios y muchas otras formas de vida. Durante el Eoceno se produce la colisión de India con Asia y comienzan a separarse Australia de Antártida.

En períodos sucesivos, grandes eventos como la deriva de las placas, el levantamiento de cadenas montañosas, la actividad interna del planeta y cambios climáticos ocurren de manera imperceptible durante nuestras vidas. Con los avances tecnológicos, desde las Ciencias Naturales, es posible detectarlos, describirlos y predecir la evolución del planeta

con cierta aproximación.

En la historia de las Ciencias Naturales, la paleontología fue una disciplina que conectó tanto la historia geológica como la historia de la vida.

Veamos un ejemplo. Los anuros, familiarmente conocidos como sapos y ranas, constituyen un grupo de vertebrados cuyas características esqueléticas son lo suficientemente particulares como para ser bien identificados. Los fósiles de anuros más antiguos que se han encontrado datan del Jurásico y fueron hallados en la Patagonia argentina y en el Reino Unido, y por algunos de sus rasgos morfológicos se plantea que se relacionarían estrechamente con los grupos más primitivos de ranas actuales, hoy restringidas a muy pocas especies que viven en Nueva Zelanda, la península de California y Europa. Durante el Cretácico, el registro fósil de anuros es más abundante, con especímenes muy bien conservados de dos grupos cuyos adultos fueron completamente acuáticos y probablemente habrían estado emparentados: los Paleobatrachidae, extintos hacia fines del Pleistoceno, que vivieron en América del Norte y Europa; y los Pipidae, con formas actuales en África y América del Sur y fósiles en los dos continentes y en lo que hoy es la península de Arabia e Israel.

Los registros fósiles más importantes de las ranas de la familia Pipidae y las áreas actuales de distribución se ilustran en la Figura 5. En el pasado, estas ranas estuvieron representadas en África, América del Sur y los registros más antiguos se encontraron en Arabia. La edad de los fósiles nos indica que el grupo ya había comenzado su diversificación en el Cretácico temprano. Los yacimientos en los que se registran los fósiles indican ambientes lacustres, similares a los ambientes que habitan los pípidos actuales.

En el noroeste de la Argentina, la Formación Las Curtiembres contiene depósitos con ranas fósiles que datan entre 82 a 78 Ma de antigüedad (Fig. 6). Estas ranas fueron descriptas y asignadas a la especie *Saltenia ibanezi*. Los restos fósiles se encuentran en delgadas láminas de lutitas. La

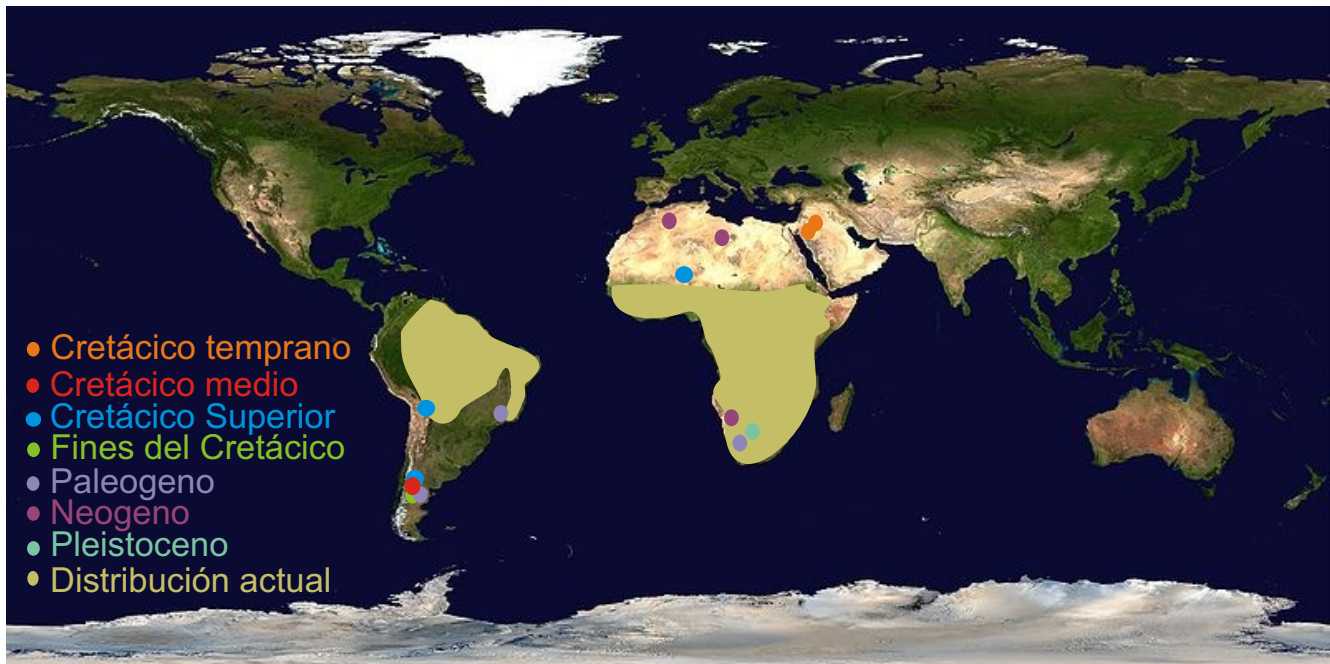


Figura 5: Localidades donde se han encontrado registros de anuros fósiles asignados a la familia Pipidae con indicación de sus edades. La distribución actual de las ranas de esta familia se limita a África y Sudamérica.

preservación de esqueletos articulados sugiere que la fosilización ocurrió en aguas quietas y la manera en que se depositó el yeso indica algunos períodos de sequía. *Saltenia ibanezi* fue una rana pequeña, de aproximadamente 3 cm, que vivió en un lago de clima cálido. Por características de su cráneo globoso, con cápsulas auditivas grandes, rasgos de huesos craneales (paraesfenoides y frontoparietal) es incluida en la familia Pipidae (Fig. 7).



Figura 6: Afloramiento de lutitas con fósiles de *Saltenia ibanezi* en la Formación Las Curtiembres (Cretácico Superior) en La Viña (Salta). Las características de las capas fosilíferas sugieren la existencia de un gran lago. Además la presencia de rocas volcánicas en la Formación Las Curtiembres indicaría la ocurrencia de episodios eruptivos.

Otras particularidades del esqueleto de la columna vertebral y las extremidades también confirman la relación con los pípidos actuales y fósiles, en especial *Xenopus*. La longitud de los dedos de las patas hace presumir que también *Saltenia ibanezi* presentaba una palmadura muy bien desarrollada y que las manos, al igual que en las formas actuales, podían ser usadas al alimentarse, ya que a diferencia de otros anuros que utilizan la lengua para la captura de presa, los pípidos no tienen lengua (Fig. 8).



Figura 8: Fósil de *Saltenia ibanezi* perteneciente a la Formación Las Curtiembres.

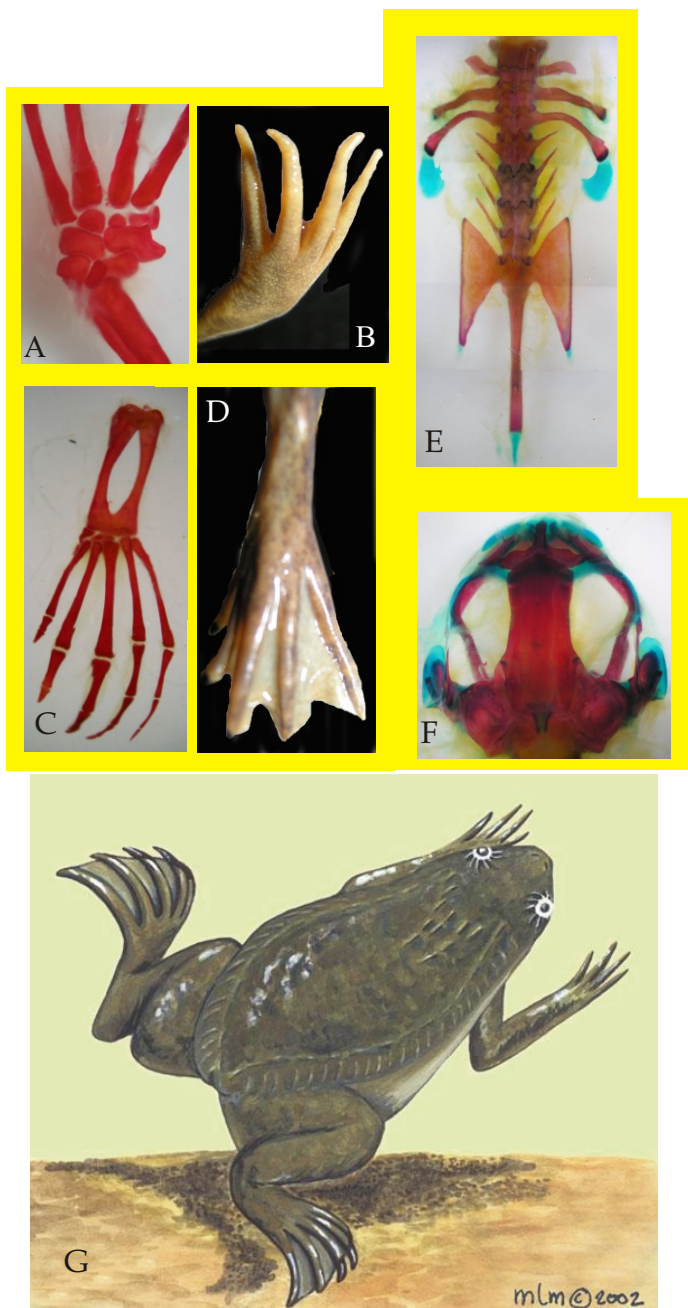


Figura 8: Rasgos morfológicos de las ranas Pipidae actuales. A. Los huesos de la muñeca (carpo) se caracterizan por una configuración similar a la que presentan las formas extintas. B. La mano de *Xenopus* posee los cuatro dedos de igual longitud y ausencia de la torsión a nivel de la muñeca de los anuros más avanzados. C. Los huesos de la pata también son similares a las formas extintas. D. En *Xenopus*, la presencia de tejidos interdigitales se relaciona con sus hábitos acuáticos, en condiciones ambientales semejantes a las que indican los sedimentos que contienen al fósil *Saltenia ibanezi*. E. La columna vertebral en todas las rana Pipidae se caracteriza por largos procesos transversos en tres vértebras anteriores y procesos sacros muy expandidos. F. El cráneo redondeado, las cápsulas auditivas globosas y un hueso frontoparietal sin suturas constituyen rasgos típicos de los Pipidae. G. Ilustración de *Xenopus*, representado por especies que habitan en lagunas semipermanentes de África, es un animal modelo para estudios experimentales y un éxito de ventas en tiendas de mascotas. Aunque más pequeña, *Saltenia ibanezi* podría haber compartido una morfología y hábitos similares con *Xenopus*.

El registro fósil de los Pipidae revela la conservación de rasgos morfológicos distintivos durante la diversificación del linaje, muchos de los cuales se advierten asociados a un ciclo de vida completamente acuático, en cuerpos de aguas permanentes y climas cálidos con períodos de sequía. La distribución de los yacimientos fosilíferos refleja también que el linaje se habría originado quizás antes de la completa separación de África y América del Sur.

Literatura consultada:

Báez AM. 1981. Redescription and relationships of *Saltenia ibanezi*, a Late Cretaceous pipid frog from northwestern Argentina. *Ameghiniana* 18:127-154.

Báez AM. 1997. The fossil record of Pipidae. In RC Tinsley and HR Kobel (eds.) *The Biology of Xenopus*. Oxford Press. 329-347.

International Stratigraphic Chart: www.stratigraphy.org

National Geographic Society. 1998. Millenium in Maps: Physical Earth. Supplement to National Geographic, May 1998.

Repcheck J. 2003. The man who found time. James Hutton and the Discovery of the Earth's Antiquity. Pocket Books.

Scotese CR. PALEOMAP Project: www.scotese.com

Winchester S. 2002. The map that changed the world.

William Smith and the birth of Modern Geology. Perennial.

Ontogenia y Filogenia

Marissa Fabrezi. CONICET-Instituto de Bio y Geociencias y Museo de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta. Mendoza 2. 4400-Salta. República Argentina

Las células de los animales multicelulares son especializadas, interdependientes, coordinadas en función y se desarrollan a través de capas durante el desarrollo embrionario (**embriogénesis**). Un organismo adulto es el resultado de secuencias específicas de estados de desarrollo (diferenciación celular, crecimiento y maduración) que se organizan durante toda la vida y que en conjunto denominamos **ontogenia**.

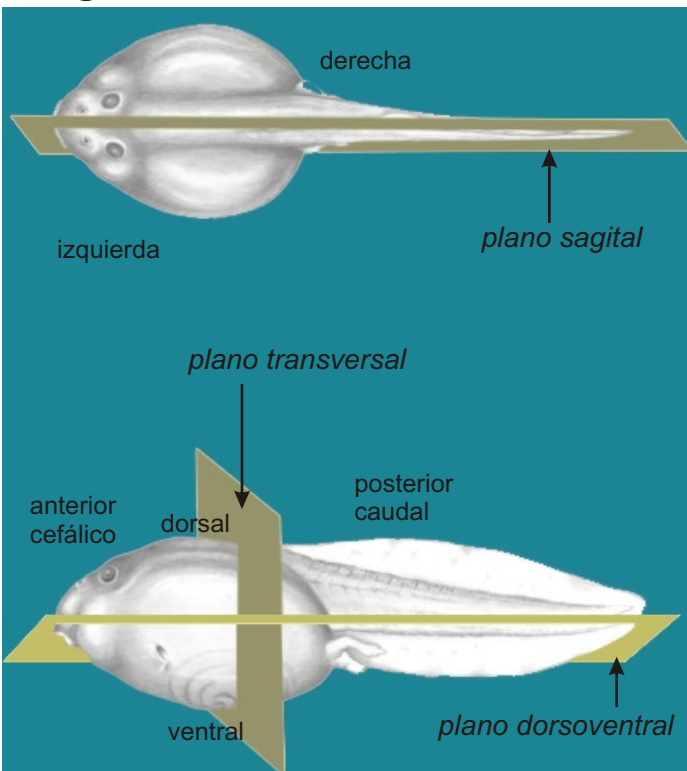


Figura 1: Planos principales del cuerpo en los animales bilaterales.

La diversidad de los diferentes grupos animales es sorprendente, sin embargo una mirada general nos permite reconocer ciertos rasgos comunes como la **simetría bilateral** (un plano sagital pasa a través del cuerpo y lo divide en dos mitades especularmente iguales); la **cefalización** (concentración de estructuras sensoriales y de alimentación en la región anterior) y la **dorsalización** (que separa la

región ventral, donde se encuentran las estructuras locomotoras, de la dorsal que se especializa en protección), como se observa en la Figura 1 de un renacuajo en vistas dorsal y lateral.

Estos rasgos son consecuencia de secuencias de desarrollo similares que son compartidas por grupos animales relacionados (**monofiléticos**) y se definen en las primeras etapas de la embriogénesis, a las que suceden otras etapas en las que aparecen rasgos particulares que van definiendo el plan corporal de un linaje.

Los Eucordados representan un grupo de animales que comparten con otros la bilateralidad, cefalización y dorsalización, pero además presentan como rasgo distintivo la presencia de una estructura esquelética, formada por un tejido vacuolar distinto al cartílago y al hueso, llamada notocorda. La notocorda se diferencia en el embrión a lo largo del eje longitudinal, en posición dorsal al intestino y ventral a la médula espinal, como se muestra en el corte de la Figura 2.

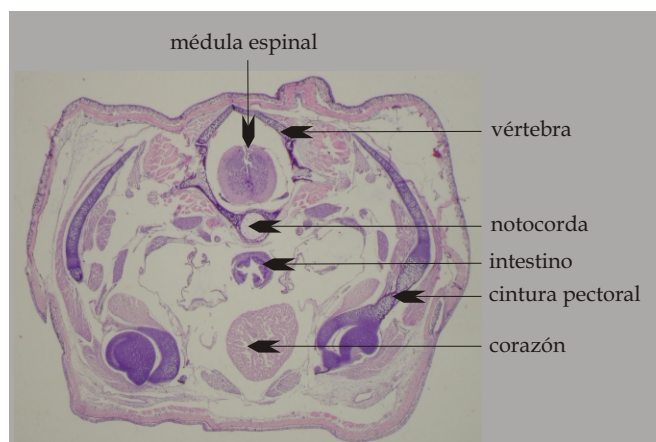


Figura 2: Corte transversal a nivel del tronco de un renacuajo. Se observa la disposición de estructuras axiales que definen y comparten en su plan corporal todos los vertebrados.

Los Craniados, un linaje de Eucordados, se reconocen porque su *éncéfalo* se encuentra encapsulado en tejidos esqueléticos (cartílagos y/o huesos) que forman el cráneo. Las mandíbulas y el esqueleto branquial se suman al plan corporal de algunos Craniados en el linaje de los Gnathostomados. Dentro de este último, en los Vertebrados, la notocorda, que constituye un elemento de soporte, puede ser parcial o totalmente reemplazada por vértebras (cartilaginosas u óseas).

En el linaje de los Vertebrados, la diversificación de planes corporales es manifiesta por la presencia de apéndices pares locomotores. Las aletas de los peces y las extremidades de los tetrápodos. En los Tetrápodos, los apéndices pares intervienen en la locomoción en el medio terrestre, acuático y aéreo de diferentes maneras, pero comparten características del desarrollo inicial que revelan su similitud esencial y por esta razón, definen el linaje.

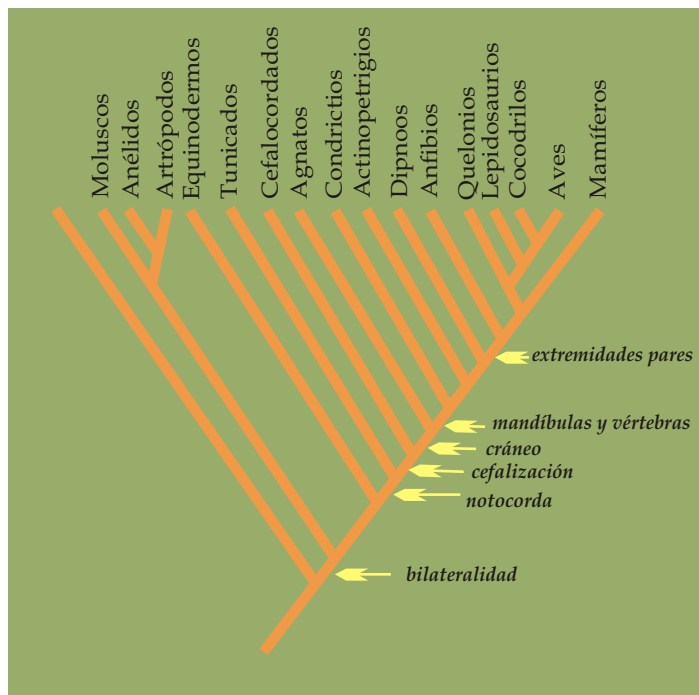


Figura 3: Filogenia de los animales bilaterales en la que las flechas amarillas indican la aparición de novedades evolutivas o sinapomorfías que definen los planes corporales.

Si comparamos dos embriones de Tetrápodos (conejo y tortuga, Figura 4) en los que las extremidades pares se encuentran en etapas iniciales del desarrollo, observamos morfologías similares, al igual que la posición en el cuerpo y además, el desarrollo embrionario de sus tejidos esqueléticos se produce siguiendo una única secuencia, en la que cada uno de los elementos de las extremidades se irá desarrollando siguiendo el esquema de ramificaciones señalados en la Figura 4. Esta similitud es llamada **homología** y evidencia que las extremidades pares constituyen una novedad evolutiva en el plan corporal de los Vertebrados, ya que es exclusiva sólo del linaje de los Tetrápodos.

Aún cuando el desarrollo de las extremidades sigue una secuencia semejante en todos los tetrápodos, nos preguntarnos ¿cómo existen tantas morfologías de extremidades? Pensemos en un lagarto, un murciélago, un caballo, un ñandú, una rana, un canguro y un flamenco. El estudio del desarrollo de las extremidades muestra claramente que aún existiendo una única secuencia de eventos de diferenciación, estos no siempre ocurren de manera completa. Si se interrumpen las etapas finales, faltarán dedos; si se incrementa o acelera en una parte de su trayectoria se puede alargar una porción, etc.

Un caso especial de estas alteraciones en la diferenciación de las extremidades, en las que no ocurren las etapas finales, es evidente en el linaje de los lepidosaurios, (lagartos, amphisbaenas y serpientes). En este linaje, numerosos grupos se han diversificado con formas que exhiben distintos grados de reducción de las extremidades hasta el extremo de haberlos perdido totalmente. Existen lagartos, amphisbaenas, boas y víboras ciegas, que presentan las extremidades reducidas y se reconocen como **órganos vestigiales**.

Una clave para entender la variación de la forma, es el hecho que secuencias del desarrollo similares, pueden diferir en cuanto a los tiempos de desarrollo. Esto quiere decir que el programa de diferenciación de la extremidad, al igual que otros órganos y sistemas, finaliza al concluir el desarrollo embrionario para continuar con los eventos relativos al crecimiento. En cada tetrápodo, la diferenciación de la extremidad se inicia en un tiempo y a una velocidad que resultan en una extremidad más o menos completa a l finalizar el desarrollo embrionario. Esta variación en los tiempos de desarrollo, llamada **heterocronía**, es la forma en que las ontogenias evolucionan.

El concepto de homología fue ilustrado por el anatomista francés Etienne Geoffroy Saint-Hilaire a fines del siglo XVIII. Darwin, distinguió a la **homología** resultante de la filogenia, de la **analogía** que es resultado de la convergencia por adaptación. También Darwin consideró ejemplos de **órganos vestigiales** (órganos rudimentarios) como evidencias de evolución. Haeckel, embriólogo contemporáneo de Darwin y Wallace, propuso una generalización, mal llamada "Ley Biogenética", en la que sostuvo que la ontogenia recapitula la filogenia. La idea de **recapitulación** fue muy aceptada en el pensamiento de los evolucionistas hasta la primera mitad del Siglo XX quienes propusieron numerosas hipótesis en las que la ontogenia era descrita como una secuencia ordenada de transformaciones y donde las novedades evolutivas se sumaban al final de las secuencias. Sin embargo, el concepto de heterocronía, como fue propuesto por Gavin De Beer (1940) sirvió para revisar las ideas recapitulacionistas al proponer que en la filogenia los cambios o novedades no necesariamente aparecen como estados adicionales finales de una serie de transformación sino como variación en los tiempos de desarrollo en las ontogenias descendientes.

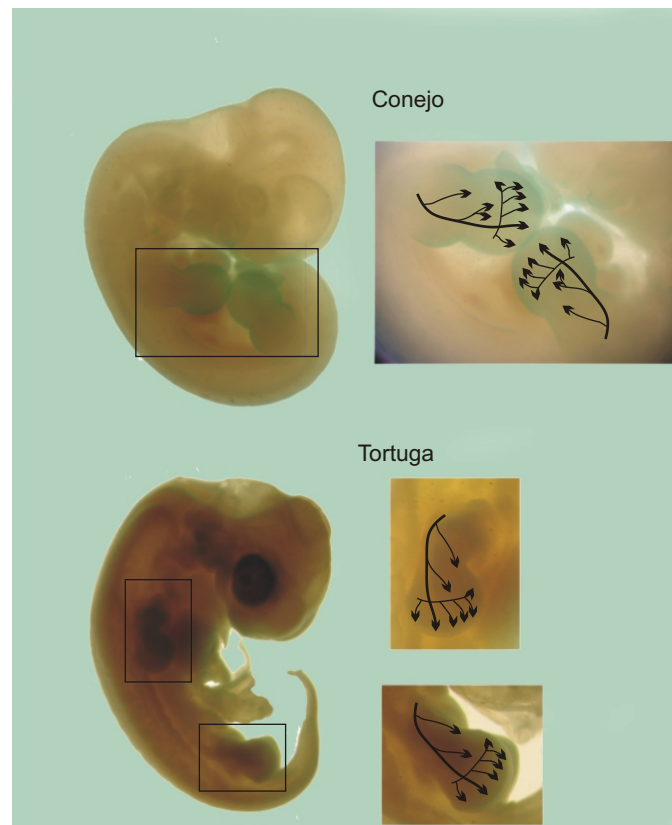


Figura 4: Vistas lateral de embriones de conejo y tortuga y vistas en detalle de los esbozos de las extremidades (anterior y posterior) en las que se señalan la dirección de los eventos de diferenciación de sus elementos esqueléticos.

La relación entre ontogenia y filogenia, al considerar "tácitamente" la herencia, fue una de las evidencias utilizadas por Darwin al formular sus ideas sobre Evolución. La relación entre ontogenia y filogenia es más clara no al comparar nuestro cuerpo humano con el de una rana, sino al considerar que compartimos una historia, que comenzó antes de que ambos pudiésemos desplazarnos fuera del agua.

Literatura consultada:

Fabrezi M & P Alberch. 1996. The carpal elements of anurans. *Herpetologica*, 52:188-204.

Fabrezi M & M Barg. 2001. Patterns of carpal development among anuran amphibians. *Journal of Morphology*, 249:210-220.

Fabrezi M, V Abdala & MI Martínez Oliver. 2007. Developmental basis of limb homology in lizards. *Anatomical Record*, 290:900-912.

Fabrezi M, AS Manzano, V Abdala & H Zaher. 2009. Developmental basis of limb homology in turtles and the identity of the hooked element in the chelonian tarsus. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155:845-866.

Hall BK. 1994. *Homology. The hierarchical basis of Comparative Biology*. Academic Press.

Shubin NH. 2008. *Your inner fish. A journey into the 3.5 billion-year history of the human body*. Pnathion Books.

Shubin NH & P Alberch P. 1986. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. *Evolutionary Biology*, 120: 319-387.

Evolución y algunas de sus evidencias:

Órganos vestigiales y atavismos

Silvia Quinzio. CONICET-Instituto de Bio y Geociencias y Museo de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta. Mendoza 2. 4400-Salta. República Argentina

El concepto de evolución es amplio y ha sido definido desde distintas perspectivas. Sin embargo, siempre refiere a procesos de cambio o transformación a lo largo de la historia (tiempo geológico) de los organismos, los cuales han conducido a la gran diversidad pasada y presente. Es a través de estudios evolutivos que podemos interpretar la historia de un linaje (línea de descendencia de un organismo), analizando las características presentes en el mismo, comparando entre los relativos vivientes y el registro fósil. De esta manera, todos los cambios que podemos describir en un linaje constituyen su *historia evolutiva*.

En la historia de los organismos, la cual implica millones de años de evolución, todo está escrito. Aquello que no es novedoso, tiene una preexistencia obligada, por ello reconocemos semejanzas y diferencias entre lo actual, y entre lo actual y lo precedente. Así como en nuestra mente los conocimientos adquiridos se mantienen a lo largo de nuestra existencia, todo aquello que forma parte de la historia de un linaje, persiste.

En el genoma de un organismo (material genético contenido de manera idéntica en cada una de las células) están codificadas las características que lo definen y también aquellas propias de su historia. Así, los genes funcionan *como una receta* que durante la diferenciación de un organismo dirige qué, cómo y cuándo va a formarse y define sus características fenotípicas (Fig.1). De esta manera, desde organismos unicelulares (constituidos por una única célula) a la complejidad estructural que caracteriza a los animales, podemos reconstruir las distintas etapas de transformación y para hacerlo recurrimos a las *evidencias*. Las evidencias, implican varias escalas y tipos y representan la información tangible, real, que nos permite interpretar el largo proceso de transformación en la historia de un organismo.



Figura 1: Esquema conceptual de las relaciones entre la genética del desarrollo y el origen de distintos fenotipos.

En Anatomía Comparada, las evidencias pueden ser un rasgo, una estructura, un órgano que se considera equivalente entre distintos organismos (por ejemplo, la pelvis en los dinosaurios), cuya variación en un linaje nos permite formular una hipótesis sobre los cambios y de esta manera inferir sobre su evolución.

En su libro “El origen de las especies”, publicado en el año 1859, Charles Darwin expuso una teoría acerca de la evolución de los organismos. En ella, Darwin planteaba que todas las especies estaban relacionadas entre sí (derivaban de un ancestro común) y que los organismos cambiaban en una larga escala de tiempo originando nuevas especies. Las respuestas a su teoría fueron muy diversas, muchas a favor y muchas en contra. Estas últimas cuestionaban varios aspectos de sus

ideas ya que en aquel tiempo Darwin no pudo identificar el mecanismo de herencia de caracteres y por el hecho de que pocos querían aceptar que el hombre y todos los demás organismos estaban relacionados entre sí.

El tiempo, los hallazgos y avances científicos y tecnológicos se encargaron de brindar poco a poco las evidencias necesarias para sostener esta teoría. Sin embargo, las evidencias embriológicas, anatómicas, fisiológicas y el registro fósil fueron los argumentos contundentes con los cuales Darwin pudo sostener sus ideas sobre el origen de los grandes grupos animales.

En la actualidad, existen varios enfoques que nos ayudan a presentar evidencias de evolución (Fig. 2). Estudios comparativos del desarrollo y de la morfología de distintos organismos nos permiten obtener *evidencias embriológicas y anatómicas*, es decir cuán parecidos o cuán diferentes son dos o más organismos en cuanto a su desarrollo y forma; al comparar la función del mismo órgano en distintos organismos, obtenemos *evidencias fisiológicas*; el registro fósil nos brinda *evidencias paleontológicas y anatómicas* que nos permiten conocer las características morfológicas de los organismos presentes en el registro fósil, inferir su edad y establecer las posibles relaciones de parentesco con formas vivientes.

También contamos con *evidencias moleculares* que surgen del estudio de proteínas y ácidos nucleicos (ADN y ARN) y con *evidencias biogeográficas* las cuales nos permiten interpretar cómo se distribuyen (lugares que habitan) y cómo se distribuyeron en el pasado los organismos. El conjunto de evidencias nos permite reconstruir la evolución de un organismo, y mientras más evidencias podamos analizar, más fiel será nuestra reconstrucción del proceso evolutivo.

Consideremos ahora algunos ejemplos que nos permiten interpretar el proceso evolutivo a través de las evidencias.

En los tetrápodos existe un órgano denominado vomeronasal, auxiliar al sentido del olfato, que consiste en un epitelio especializado en el piso de la cavidad nasal y que percibe estímulos químicos relacionados con la alimentación. Si bien en algunos peces existe un epitelio con características similares, es en los primeros tetrápodos, que eran acuáticos, que el órgano vomeronasal adquiere sus características particulares (Fig. 3).

A lo largo de la evolución, el órgano vomeronasal ha sufrido transformaciones en los distintos linajes (Fig. 3). En el caso de los lepidosaurios (serpientes, boas y lagartos) el órgano vomeronasal está muy desarrollado y es de gran importancia funcional. En las tortugas y cocodrilos el órgano está ausente. En las aves y mamíferos, incluido el hombre, el órgano está presente al inicio del desarrollo embrionario y no tiene función aparente.

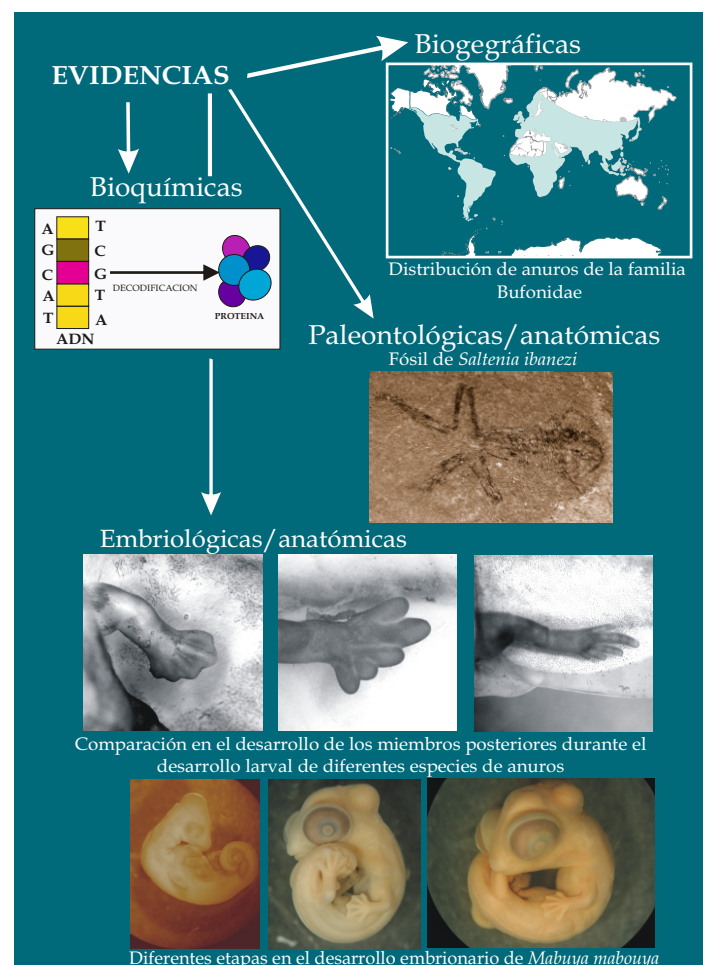


Figura 2: Diferentes tipos de evidencias utilizadas por los biólogos para hipotetizar sobre la evolución.

Entre estos extremos de desarrollo, aquellos órganos que parecen estar perdiéndose en la historia evolutiva de un grupo u organismo, por su desarrollo trunco y por la ausencia de función, se denominan *órganos vestigiales* o como los llamó Darwin, *órganos rudimentarios*. Con el ejemplo del órgano vomeronasal, vemos que el cambio evolutivo de un carácter, que apareció como "novedad" en un grupo (los tetrápodos), no siempre conduce a la máxima perfección o eficacia funcional. Las distintas historias de los linajes de tetrápodos evidencian distintos grados de desarrollo, importancia funcional e incluso su ausencia.

A diferencia de los órganos vestigiales, los *atavismos* representan reapariciones de estructuras u órganos ancestrales que se consideraban perdidos en un linaje. Veamos el siguiente ejemplo.

Las ranas sudamericanas conocidas como "escuerzos", presentan placas óseas que forman un escudo dorsal (Fig. 4). Estos escudos que forman una armadura dorsal están ausentes en todas las otras ranas actuales, entonces ¿cómo se puede interpretar su presencia en los escuerzos?. Si volvemos en el tiempo, en la historia de los anuros (sapos y ranas) veremos que en el ancestro común mas reciente del grupo está ausente, entonces ¿es una novedad morfológica?. Debemos volver más atrás en el tiempo hasta los primeros anfibios ¿y qué tenemos allí?, Entre los primeros anfibios que habitaron la tierra (que conocemos a través del registro fósil) ¡encontramos estas estructuras!

Esto quiere decir que en los primeros anfibios la armadura dorsal estaba presente. Algunos estudios han sugerido que servía para la protección y también evitaba la pérdida de agua en ambientes susceptibles a sequías.

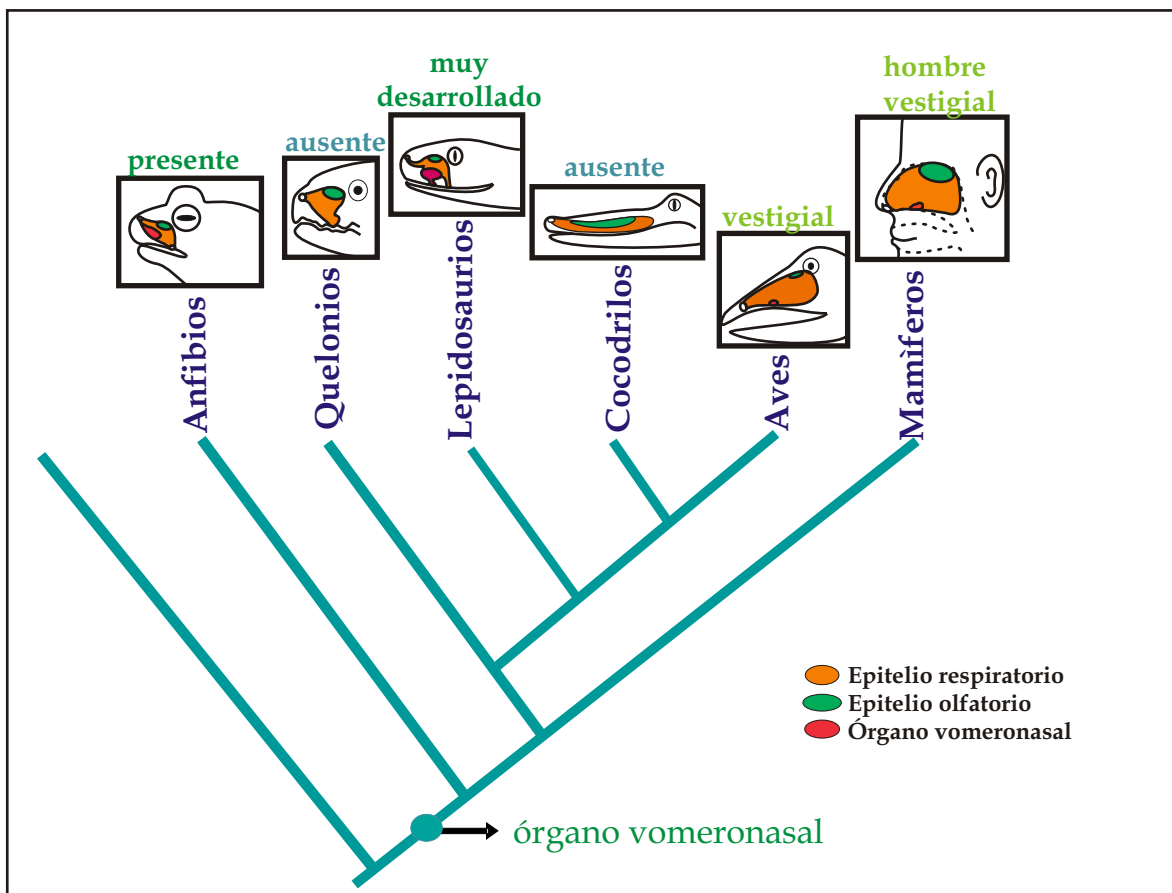


Figura 3. Cambios en el órgano vomeronasal en los distintos grupos de tetrápodos

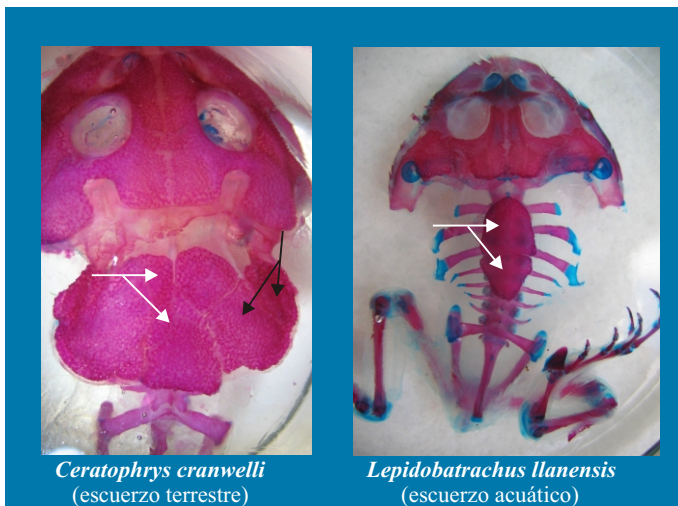


Figura 4: Vista dorsal del esqueleto del tronco en adultos de dos especies de escuerzos con placas óseas mediales (flechas blancas) y placas laterales (flechas negras) que forman un escudo dorsal.

La distribución de placas mediales y laterales en la armadura que presentan los escuerzos terrestres (*Ceratophrys*) es muy parecida a la de aquellos anfibios primitivos. Sin embargo, en los escuerzos de agua (*Lepidobatrachus*) la armadura se encuentra reducida sólo a dos placas mediales (Fig. 4). ¿Qué nos sugiere esto? Los escuerzos viven en ambientes semiáridos con períodos de sequía muy marcados y esta armadura podría estar relacionada con evitar la desecación. En los escuerzos de agua quizás su función no es tan importante y por eso se reducen. Como antes mencionamos, en la historia evolutiva de los organismos todo está escrito y la capacidad de desarrollar estas estructuras puede haberse conservado en el linaje de los anfibios, aunque “silenciada” (es decir que los genes que determinan su desarrollo no se expresan) durante mucho tiempo para volver a “activarse” en los escuerzos.

Los órganos vestigiales representan entonces componentes estructurales que parecen perder significado funcional en la evolución de los organismos. Mientras que los atavismos son una evidencia contundente de la conservación de información en los programas de desarrollo de historias pasadas en los linajes descendientes.

Con estos ejemplos, hemos analizado dos tipos de evidencias en el estudio de la evolución de los organismos, mostrando la naturaleza *no teleológica* de los mecanismos evolutivos que implica que la evolución *no sigue un fin u objetivo* (lo que se denomina proceso teleológico). Las estructuras y especies no "aparecen" por necesidad (ni por diseño divino) ya que distintos factores actúan sobre las formas existentes modificando sus patrones de desarrollo, generando diferentes morfologías viables y la aparición de nuevos planes corporales. Eso es la evolución.

Literatura consultada:

- Dilkes D, Brown LE. 2007. Biomechanics of the vertebrae and associated osteoderms of the Early Permian amphibian *Cacops aspidephorus*. *Journal of Zoology* 271: 396-407.
- Fabrezi M. 2006. Morphological evolution of Ceratophryinae (Anura, Neobatrachia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 44: 153-166.
- Montero R, Autino A. 2004. Sistemática y Filogenia de los Vertebrados, con énfasis en la fauna argentina. Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina, publicación 1512: 317pp.
- Stiassny M. 2003. Atavism. En *Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Ed. B.k. Hall. y W.M. Olson., pp 10-13. USA: Harvard University Press.

Evolución y Diversificación de los Odonatos

Natalia von Ellenrieder. CONICET-Instituto de Bio y Geociencias y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta. Mendoza 2. 4400-Salta. República Argentina

Los odonatos, conocidos comúnmente como libélulas o alguaciles, son insectos alados incluidos en el grupo de los Paleoptera. Significa con 'alas antiguas' y es referido al hecho de que no desarrollaron escleritos articulares que les permitan replegar las alas y las mantienen por ello extendidas. Se cree que los insectos se originaron hace unos 350 millones de años, en el período Devónico tardío, cuando aparece en el registro fósil la primera evidencia de la conquista de la tierra desde el mar. Fósiles del Orden Protodonata (Fig.1) aparecen en rocas del Carbonífero (250 millones de años atrás).



Figura 1: Fotografía de un Odonato fósil; molde a la derecha y contra-molde a la izquierda.

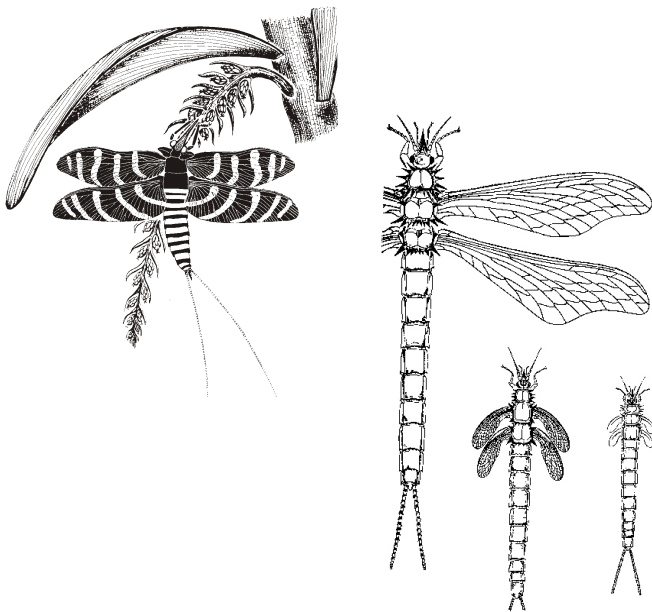
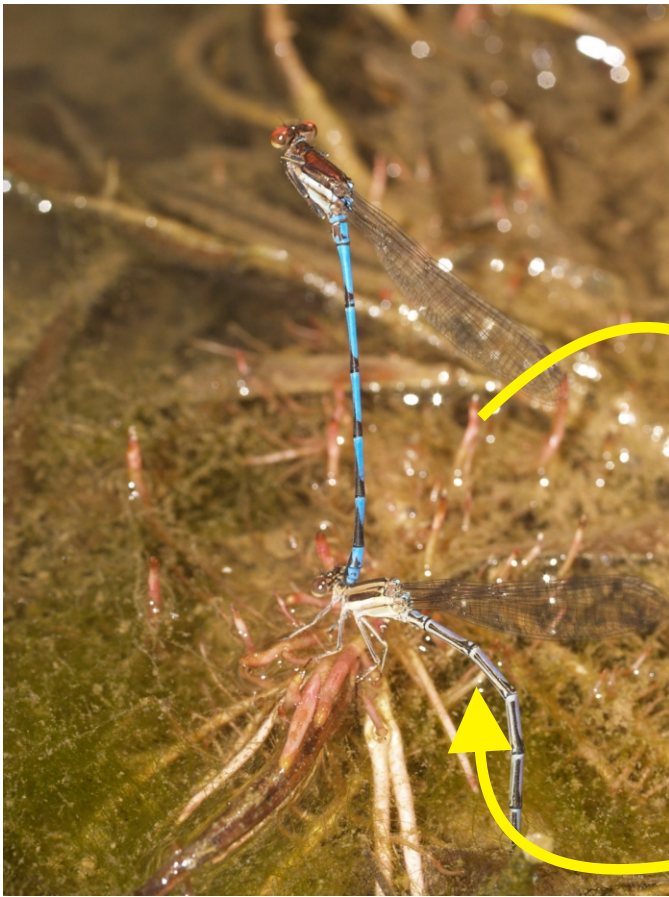


Figura 2: Reconstrucción de algunos insectos alados fósiles del Carbonífero, pertenecientes al Orden Paleodictyoptera

Entre ellos se encuentran miembros de la familia Meganeuridae, quienes incluían al gigantesco *Meganeura monyi*, antepasado conocido más grande de las libélulas, cuya envergadura alar era de más de 70 cm. Durante esa época los insectos fueron los únicos habitantes del aire ya que Pterodáctilos y aves aparecieron mucho más tarde (Fig.2).

Los fósiles más antiguos del Orden Odonata datan del Triásico. Los odonatos vivieron junto a los dinosaurios del Jurásico hace unos 200 millones de años, e insectos muy similares a ellos ya estaban volando 100 millones de años antes, cuando el ancestro de todos los dinosaurios no era más que una pequeña criatura reptiliana en un bosque del Carbonífero. Los odonatos existían en la Tierra antes que las montañas más antiguas que conocemos hoy se levantaran, y antes que los continentes se separaran de la Pangea. Fueron testigos de la aparición y extinción de los dinosaurios, de la aparición de las aves y de los mamíferos, y de la evolución, solo muy recientemente, de la especie humana. ¿Cómo se explica que hayan sobrevivido por tanto tiempo? La explicación se encuentra en la teoría de Darwin conocida como 'la supervivencia del más apto'; las criaturas sobreviven porque se adaptan para hacer el mejor uso de un medio ambiente cambiante. Los odonatos lograron esto gracias a principalmente dos factores. El primero es que en su ciclo de vida experimentan dos modos de vida enteramente diferentes: los huevos y larvas viven bajo el agua, mientras que los adultos

Río Lipeo en el Parque Nacional Baritú



Macho (arriba) sujetando a la hembra (abajo) de *Argia joergenseni* (Odonata, Coenagrionidae) mientras esta deposita sus huevos en el río.



Larva de estadio temprano de *Argia joergenseni* (Odonata, Coenagrionidae) en el lecho del río.

Figura 3: Ejemplo de un ciclo de vida

viven en el aire. Al salir de sus exuvias larvales, las libélulas instintivamente vuelan alejándose del agua, dispersándose en campos vecinos y a veces viajando largas distancias. Esta etapa de dispersión ha sido de vital importancia para la sobrevivencia de los odonatos - al pasar los milenios, si un cuerpo de agua se secaba o congelaba, o un río cambiaba su curso, los odonatos podían encontrar y colonizar otro más adecuado para reemplazarlo (Fig. 3).

El segundo factor que permitió la sobrevivencia de las libélulas fue la gran eficiencia en su diseño corporal básico, que ha demostrado ser adaptable a los cambios que han ocurrido en nuestro planeta durante los últimos 300 millones de años.

Darwin también sostuvo que cada especie debe encontrar un nicho apropiado para

desarrollarse y mantenerlo, o sino se extinguiría. La combinación de grandes ojos compuestos, cuatro alas que pueden moverse independientemente entre sí y cuerpo aerodinámico, ha convertido a las libélulas adultas en excelentes cazadoras aéreas; y a las larvas en extraordinarias cazadoras subacuáticas por la presencia de un labio prensil que puede extenderse a gran velocidad para atrapar presas bajo el agua. Así, las libélulas ocupan nichos que otros insectos u organismos no han podido ocupar (Figs. 4 y 5).

Los odonatos como los conocemos hoy en día tienen un tamaño que va entre los 2 y 15 cm. Machos y hembras adultos pueden por lo general distinguirse fácilmente, ya que presentan dimorfismo sexual secundario. Esto significa que además de diferir en la forma de sus órganos sexuales, difieren en caracteres



Figura 4: Adulto de *Ischnura fluviatilis* alimentándose de un adulto de *Ischnura capreolus* recién cazado (Odonata: Coenagrionidae).

tales como coloración. Como regla general, los machos son de colores más vistosos o brillantes, que usan para atraer la atención de las hembras e incrementar así su posibilidad de reproducirse y tener descendencia (Fig.6). Las hembras son menos llamativas, muy a menudo marrones o pardas (Fig.7), colores que les permiten disimularse en el paisaje y no ser tan evidentes para los depredadores, generalmente pájaros. Así, se aseguran de vivir lo suficiente como para depositar los huevos luego de copular en un cuerpo de agua apropiado.



Figura 5: Larva de *Rhionaeschna* (Odonata: Aeshnidae) alimentándose de un alevín.

Hoy existen unas 5,700 especies de libélulas descritas, aunque se cree que hay aún algunos cientos que no han sido descubiertas por el hombre todavía, distribuidas en todo el mundo con la excepción de Antártida.



Figura 6: Macho de *Dasythemis mincki* (Odonata: Libellulidae).

La mayoría de las especies vive en los trópicos, donde el clima no es tan extremo y permite su existencia durante todo el año. Hay especies adaptadas a criar en ríos y arroyos, o ambientes lóticos, donde el agua fluye constantemente; otras prefieren lagos y lagunas o ambientes lénticos (donde el agua no se mueve). Algunas especies se han adaptado a criar en el agua contenida en axilas de plantas o huecos de árboles en selvas tropicales o nubladas, y hay unas pocas que se han adaptado a vivir en el suelo muy húmedo bajo árboles caídos en bosques templados.



Figura 7: Hembra de *Dasythemis mincki* (Odonata: Libellulidae).



Figura 8: Hembra de *Microstigma rotundatum* (Odonata: Pseudostigmatidae, especie que habita en la selva Amazónica). Su abdomen es extremadamente largo, una adaptación para alcanzar el agua en huecos de árboles donde deposita sus huevos.

En nuestro país, el mayor número de especies de libélulas se encuentra en las selvas, ya que es allí donde existe la mayor diversidad de posibles ambientes para su desarrollo. Hay unas 200 especies conocidas de la selva misionera, unas 100 de la selva nublada de las yungas (Figs. 8 y 9) y unas 90 del bosque chaqueño. En contraste, en áreas desérticas o con poca disponibilidad de cuerpos de agua, muy pocas especies de libélulas han sido registradas. Por ejemplo, se conocen sólo tres especies que crían en ambientes de la Puna y hasta los 3500 metros en los Andes (Fig. 10).

Literatura consultada:

von Ellenrieder N, RW Garrison. 2007. Libélulas de las Yungas (Odonata). Una guía de campo para las especies de Argentina. PENSOFT.



Figura 9: Macho de *Teinopodagrion meridionale* (Odonata: Megapodagrionidae), una especie de la selva nublada de las Yungas de nuestro país.



Figura 10: Hembra de *Protallagma titicacae* (Odonata: Coenagrionidae), una de las pocas especies que cria en arroyos Andinos y lagos Puneños. Es robusta, de coloración oscura y su cuerpo se encuentra cubierto por una densa cubierta de pelos; todas estas características son adaptaciones que le permiten conservar más calor en el clima frío de las zonas donde vive.

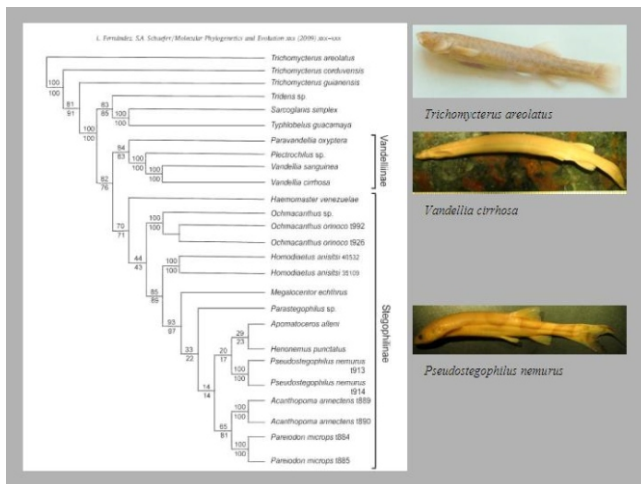


Figura 2. Evolución de los candirus en base a datos moleculares (12S, 16S, ND4, H3). El grupo externo corresponde a tres especies de yuskas.

hospedador y con sus dientes especializados perfora la arteria o vena branquial; incluso en especies más pequeñas se introducen completamente dentro de la cámara branquial y migran con el hospedero. Ocasionalmente, el candiru puede penetrar por la uretra humana al ser estimulado mecánicamente por la orina. Los Stegophilinae, la otra subfamilia de parásitos, se alimentan de escamas y mucus raspando el tegumento con los especializados dientes.

Dentro de los Trichomycteridae, además se encuentran otras seis subfamilias, Tridentinae, con formas de escaso tamaño emparentadas con las subfamilias parásitas SV (Fig. 2); las altamente especializadas Sarcoglanidinae, con especies arenícolas y Glanapteryginae de aguas intersticiales (Fig. 1); dos subfamilias basales Copionodontinae y Trichogeninae (Fig. 1); y finalmente la subfamilia más numerosa Trichomycterinae (Fig. 1 recuadro amarillo) que incluye a las yuskas del género *Trichomycterus*. Según estudios moleculares recientes, Trichomycterinae no representaría un grupo natural (monofilético) como suponían algunos autores.

El conjunto de las ocho subfamilias mencionadas, constituyen la familia monofilética Trichomycteridae (yuskas) con la conspicua característica de la presencia de



Figura 3. Vandelias con el aparato digestivo lleno de sangre.

odontoides en el interopérculo visibles ventral o ventrolateralmente en la cabeza (Fig. 4). Otros caracteres de los tricomicteridos son: la presencia de un par de barbillas en el ángulo de la boca llamadas maxilar y rictal o submaxilar (reducidas en algunos SV); la ausencia de espinas pectoral y dorsal, la presencia de radios procurrentes anterior a la aleta dorsal (Fig 4); la posición media o posterior de la aleta dorsal (Fig. 4); la presencia de barbillas nasales sobre las narinas anteriores (reducidas o ausentes en SV y mayoría de los Tridentinae); la presencia de cinco radios pélvicos uno sin ramificar (diferente en Copionodontinae y Trichogeninae con 6) y la ausencia de aleta adiposa (excepto Copionodontinae).

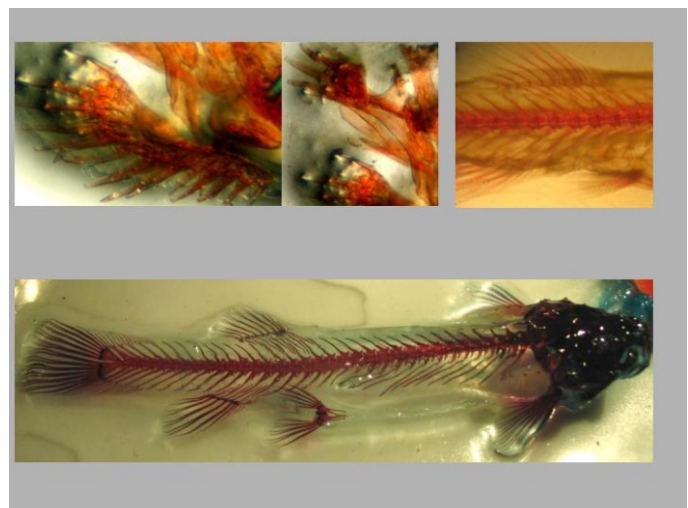


Figura 4. Arriba izquierda: interopérculo y opérculo. Arriba derecha: radios procurrentes dorsales. Abajo: posición media posterior de la aleta dorsal.

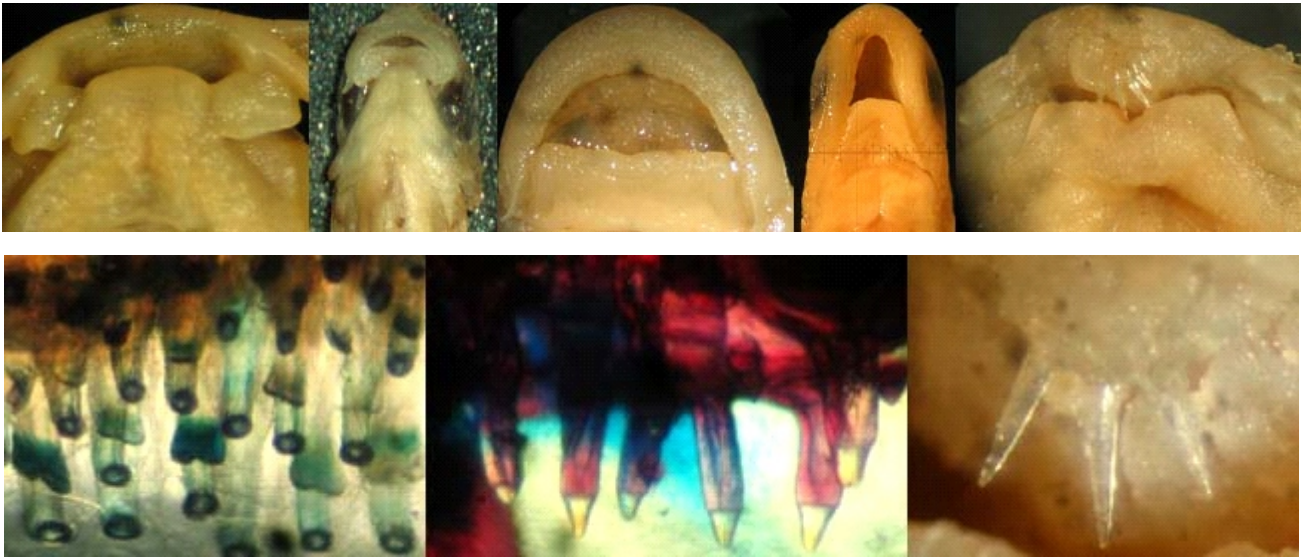


Figura 5. Diferentes tipos de bocas y dientes de invertívoros a hematófagos.

Entre algunas de las principales modificaciones que sufrieron las yuskas dentro de la familia Trichomycteridae en el transcurso de su evolución pueden mencionarse:

A)- los odontoides en el opérculo e interopérculo (Figs. 4) que ayudan a fijarse al sustrato y que son uno de los caracteres diagnósticos de la familia. En las dos subfamilias basales de Trichomycteridae, que habitan en el sureste de Brasil, los odontoides del opérculo están ausentes (Copionodontinae) o divididos en dos pequeños grupos sobre un hueso aún laminar (Trichogeninae) muy similar a la primitiva condición encontrada en los bagres. En la subfamilia Trichomycterinae, las yuskas más conocidas, el hueso opercular es comprimido al igual que el interopérculo, con una plataforma posterior en el opérculo y una ventrolateral en el interopérculo para soportar los odontoides que están bien desarrollados para anclarse al sustrato y desplazarse por las fuertes corrientes e incluso ascender por caídas de aguas o vertederos en embalses. Una condición similar es encontrada en dos géneros de posición taxonómica incierta como *Ituglanis* y *Scleronema*. En las subfamilias más derivadas como Glanapteryginae, Sarcoglanidinae, Tridentinae, Stegophilinae, y Vandelliinae (TSVSG), se mantiene el aspecto comprimido de los huesos operculares pero los odontoides sufren diferente grado de modificación según

el ambiente y el modo de vida, en algunos casos tiene forma curvada a manera de gancho para adherirse al hospedador y en otros llegan a reducirse a un odontoides o incluso hipertrofiarse en el interopérculo (e.g. *Megalocenthor*) o perderse en las especies de hábitos arenícolas como Glanapteryginae.

B)- el aparato mandibular y estructuras asociadas en las dos subfamilias basales que son de hábitos invertívoros y boca en posición subterminal, se caracteriza por los huesos premaxilar y maxilar bien desarrollados con dientes espatulados en la premaxila. En las yuskas, el hueso premaxilar está fuertemente desarrollado con dientes espatulados y/o cónicos organizados en 2 a 6 hileras de dientes (Fig. 5); mientras en las especies derivadas (TSVSG) el premaxilar tiene formas y tamaños variados con dientes reducidos en número, incluso ausentes o de mayor tamaño. En dientes de formas parásitas hematófagas del bagre vampiro o candiru se reduce el número de dientes y alcanzan un mayor tamaño para perforar la aorta (Fig. 5) o al contrario, en las formas parásitas raspadoras con una boca ventral más ancha (Fig. 5), los dientes son más numerosos y espatulados para raspar el mucus o las escamas.

C)- el sistema de la línea lateral, formado por canales en los que se ubican órganos mecanoreceptores superficiales llamados neuromastos, muestra una gran diversificación

entre los siluroides y tienen gran potencial taxonómico y filogenético. En las subfamilias basales el canal está completo, mientras en las yuskas comienzan a reducirse el número de poros y el canal se vuelve discontinuo en la cabeza perdiéndose algunos segmentos (lo que implica desaparición de los órganos sensoriales), alcanzando en las subfamilias más derivadas la máxima reducción del canal supraorbital e infraorbital, especialmente en las especies de aguas intersticiales de Glanapteryginae y arenícolas de Sarcoglanidinae. Dentro de las yuskas Trichomycterinae, solo un género *Silvinichthys* presenta la máxima reducción del canal cefálico que no se extiende más allá del hueso esfenótico (Fig. 6) quedando reducido al segmento supraorbital s1-s2. Algunas de estas modificaciones están relacionadas con el ambiente donde viven, los órganos sensoriales en especies arenícolas, intersticiales, de cavernas y freático sufren reducciones en el canal sensorial de la cabeza y cuerpo acompañado de la pérdida de poros.

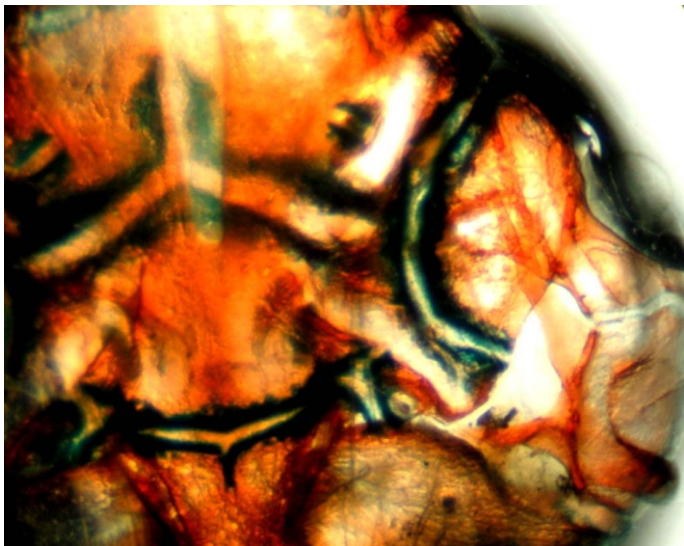


Figura 6. Canal cefálico no se extiende más allá pterótico.

D)- los huesos del cráneo y esqueleto caudal tienden a fusionarse durante la evolución dentro de los Trichomycteridae. En las dos subfamilias basales de Trichomycteridae los huesos del neurocráneo esfenóticos, proóticos, pterosfenoides no están fusionados, al igual

que los cinco huesos hipurales y parahipurales del esqueleto caudal. En la subfamilia Trichomycterinae y las cinco subfamilias derivadas TSVSG los tres huesos del neurocráneo forman un complejo (esfenótico + proótico + pterosfenoides). Los huesos hipurales y parahipurales sufren diferente grado de fusión en las yuskas, observándose más variación en el hipural 3 (Fig. 7), que en algunas especies está fusionado o no al hipural 4+5, mientras que en las subfamilias más derivadas como Glanapteryginae, los hipurales y parahipurales están fusionados en una placa.

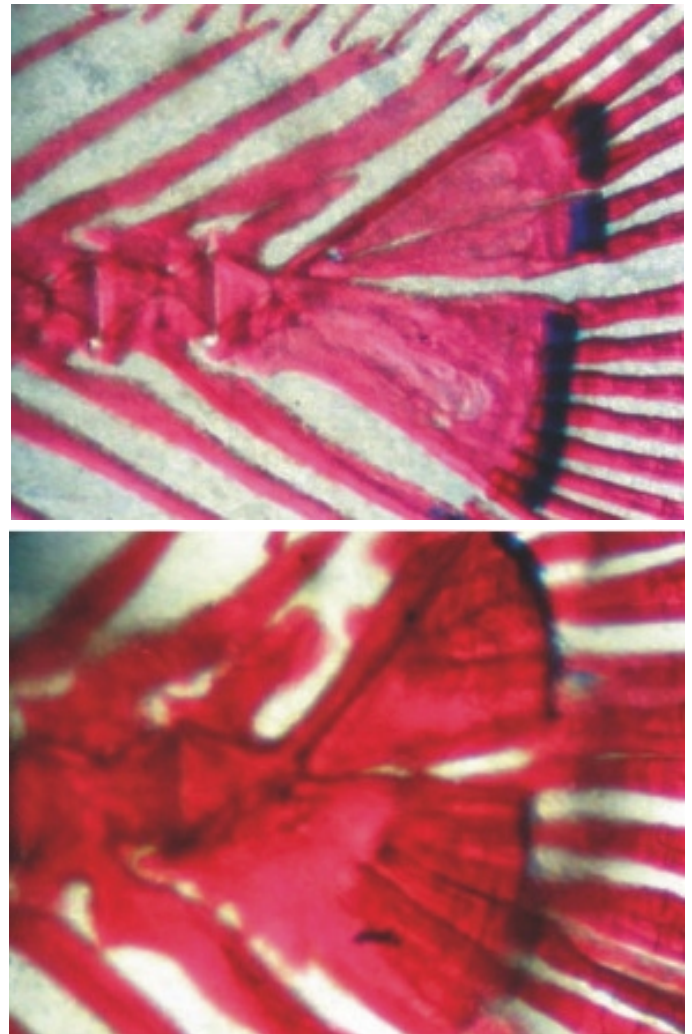


Figura 7. Esqueleto caudal con hipurales y parahipurales fusionados.



Figura 8: Los químicos utilizados en la explotación minera y eliminados en los ríos y la introducción de especies exóticas como la trucha representan serias amenazas para las poblaciones de yuskas.

Podemos intentar comprender el pensamiento de Darwin y el paradigma de la Evolución pero nos es difícil entender las políticas de gobierno. En la Figura 8 se mencionan las dos principales amenazas que enfrentan las poblaciones de yuskas andinas que tienen relación con las actividades económicas de la región.

Literatura consultada:

Arratia G. 1990. The South American Trichomycterinae (Teleostei: Siluriformes), a problematic group, Pp. 395-403. In: G. Peters, G. and R. Hutterer (eds.). Vertebrates in the Tropics. Mus. A. Koenig, Bonn.

Baskin JN. 1973. Structure and relationships of the Trichomycteridae. Unpublished PhD Dissertation, City Univ. of New York, 389 p.

de Pinna MCC. 1998. Phylogenetic relationships of neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses, p. 279-330. In: Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena, and C.A.S. Lucena (eds.). Edipucrs, Porto Alegre, Brazil.

Fernandez L & S Schaefer 2009. Relationships among the Neotropical Candirus (Trichomycteridae, Siluriformes) and the evolution of parasitism based on analysis of mitochondrial gene sequences. Molecular phylogenetics and evolution 52:416-423.

Adaptación y Plasticidad

Javier Goldberg. CONICET-Instituto de Bio y Geociencias y Museo de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta. Mendoza 2. 4400-Salta. República Argentina

De acuerdo con la teoría de la evolución por selección natural, dentro de una población algunos individuos heredan caracteres (morfológicos, fisiológicos, etc.) que les confieren alguna ventaja frente a sus congéneres. Estos individuos denominados “más aptos” dejarán relativamente más descendencia por lo que dichas características ventajosas se harán cada vez más frecuentes dentro de la población. La acumulación lenta de cambios favorables en la población a lo largo de las generaciones llevará en última instancia a la formación de una nueva especie. En este contexto, los caracteres morfológicos, fisiológicos, etc. son analizados principalmente desde un punto de vista de costos versus beneficios, preguntándose cuál es su utilidad para sobrevivir y reproducirse. Así, la nueva condición del carácter que aparece en la población, entendida como una mejora, resulta más adaptativa que la preexistente. Por ejemplo, se ha generalizado que los anfibios representan un eslabón intermedio, entre los peces (acuáticos) y los amniotas (reptiles, aves y mamíferos; terrestres), en los que el desarrollo de extremidades con una configuración particular diferente a las aletas significó la “conquista” del medio terrestre debido a que dicha morfología representa la más eficiente para caminar y para sostener el cuerpo. La evolución y el surgimiento de nuevas especies no representan una escalera hacia la perfección sino que se produce por eventos de ramificación a partir de especies preexistentes. Pero, volviendo al ejemplo, ¿la única explicación para la presencia de cuatro extremidades en los tetrápodos viene de su eficiencia para mantener el cuerpo erguido?

Los estudios realizados en fósiles, especialmente los primeros tetrápodos del Devónico (*Tiktaalik*, *Acanthostega*, *Ichthyostega*, entre otros) en los que se

documentaron los cambios desde apéndices tipo aletas hacia las extremidades de los tetrápodos, revelaron que a diferencia de lo que se pensó durante mucho tiempo, éstas evolucionaron en el agua como un evento no relacionado con la necesidad de la locomoción terrestre. ¿Y por qué cuatro extremidades? la presencia de cuatro extremidades en tetrápodos es el resultado de que éstas evolucionaron de cuatro aletas de peces. Es decir, de un patrón de desarrollo preexistente que se modificó en el medio acuático por lo que la diversificación en el medio terrestre es una consecuencia secundaria, no la causa primaria por la cual se han mantenido presentes en todos los tetrápodos.

Veamos varios ejemplos que nos pueden aclarar el panorama.

Entre los anuros, hay una gran variación en cuanto al grado de desarrollo de las membranas interdigitales en las extremidades posteriores (Fig. 1). Sin embargo, contrario a lo que se esperaría si asociáramos directamente la forma con la función, la presencia de tejido interdigital no siempre se relaciona con especies acuáticas. Entre los anuros, todas las especies acuáticas poseen tejido interdigital pero no todas las que poseen tejido interdigital son acuáticas.

Así, es importante separar adaptación de las características ancestrales del grupo al cual una especie pertenece. Por ejemplo, las extremidades de las especies acuáticas *Xenopus laevis* y *Pseudis platensis*, dos especies filogenéticamente distantes, una basal y una más derivada, respectivamente, y especializadas para la locomoción acuática exhiben similitudes morfológicas que son resultado de cambios durante los estados tempranos del desarrollo de las extremidades en comparación con el resto de los anuros. Esta variación, de tipo heterocrónica, se evidencia en morfologías muy parecidas (isometría,

igual longitud de los dedos) que resultan en un similar modo de locomoción. Por lo tanto, algunas partes del cuerpo pueden ser modificadas, no por acción directa de la selección natural sino por cambios durante el desarrollo, que implican incluso la reaparición de morfologías ancestrales.

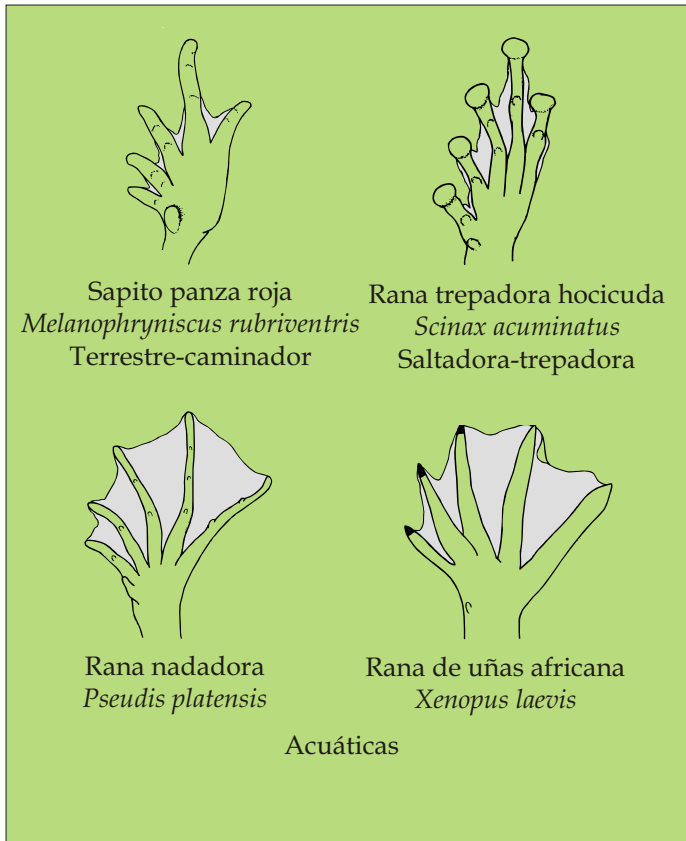


Figura 1: Vista ventral de patas de cuatro especies diferentes de anuros. La presencia de tejido interdigital es común, aún en aquellas especies que no son acuáticas.

Un cuento muy famoso es el de caperucita roja. La historia cuenta que cuando la niña llega a casa de su abuela la confunde con el lobo y le interroga sobre su desproporcionada fisonomía, a lo cual el lobo le responde que su mayor tamaño de ojos, orejas y boca aumentan sus habilidades. Estas respuestas nos sirven para ejemplificar una visión bastante común entre biólogos y no biólogos donde se explica el porqué de una morfología tal en base a una función determinada. Pero...por otro lado, podemos encontrar otra respuesta posible. Podemos argüir que estas estructuras (ojos, orejas y boca grandes) han crecido de esa manera durante el desarrollo. Ya habíamos dicho que la

heterocronía es la forma en que las ontogenias evolucionan. La alometría (crecimiento diferencial de las partes de un organismo) es la evidencia más frecuente del cambio heterocrónico. Bajo este contexto diferente, ojos, orejas y boca grandes no son grandes para ver, oír y comer mejor sino que son el resultado de cambios durante el desarrollo (comparando en este caso al lobo con otras especies) que traen aparejado luego un funcionamiento determinado, quizás aumentando la eficiencia... y quizás no.

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un organismo con un genotipo dado (es el conjunto de genes que contiene un organismo) de cambiar su fenotipo (cualquier característica detectable de un organismo, ya sea estructural, bioquímica, fisiológica, etc.) en respuesta a cambios en el ambiente. La plasticidad fenotípica es una propiedad que poseen algunas especies y refiere a un rasgo en particular no a todo el organismo. Dicho ajuste de los organismos al ambiente que los rodea no siempre responde a la selección natural ya que no necesariamente tiene una base heredable. Se hereda la posibilidad de respuestas alternativas pero no la respuesta en sí misma.

Por ejemplo, *Dermatonotus muelleri* es un anuro cuyos renacuajos se desarrollan en charcos temporarios de agua turbia. Se ha observado que aquellos renacuajos que habitan charcos bajo sombra exhiben una coloración más oscura que aquellos que viven en charcos cuyas aguas se ven más claras por la acción directa del sol (Fig. 2).

Esta variación podría explicarse como una manera para pasar desapercibidos ante un posible predador. Dado que este patrón aparece todos los años en diferentes sitios es de esperar que estas coloraciones no sean hereditarias sino una respuesta fisiológica a la cantidad de luz y/o sombra, y por lo tanto no resulte de la selección natural. La descendencia por ejemplo de una población cuyos renacuajos son oscuros no necesariamente será oscura sino que tendrá la capacidad plástica de adecuarse al medio. Si fuesen hereditarias habría que esperar que los adultos sean aptos para elegir el charco que

posea las mejores características de turbidez y sombra que mejor le convengan a su progenie para poder sobrevivir.

Resulta importante diferenciar plasticidad fenotípica de resistencia y ambas de adaptación. Volviendo a los anuros, hay especies cuyos renacuajos muestran resistencia. Por ejemplo, cierto nivel de toxicidad en el charco (por ejemplo algún agroquímico) o muy bajo nivel de agua. En ambos casos los renacuajos de estas especies pueden superar la metamorfosis (aunque con un tamaño menor al esperado en condiciones normales) y alcanzar los estadios reproductivos. En estas especies, no hay una respuesta selectiva al cambio (plasticidad) simplemente hay un nivel de tolerancia ante la situación no óptima.

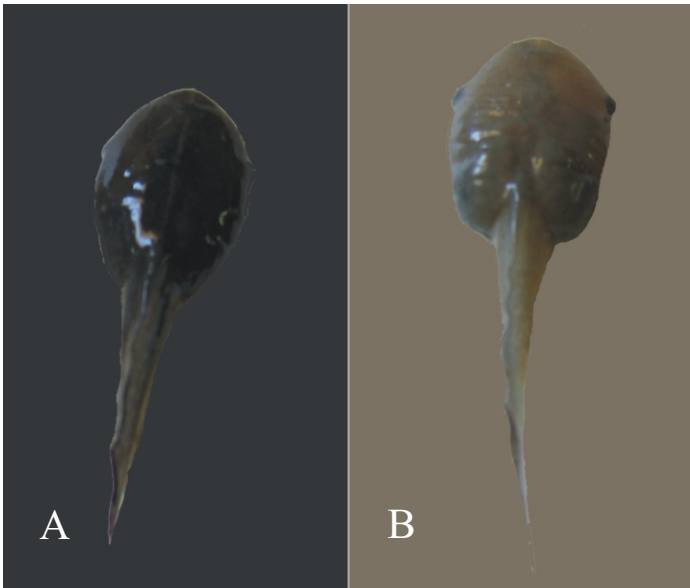


Figura 2: Vistas dorsales de renacuajos de *Dermatonotus muelleri*. A. Renacuajo encontrado en un charco rodeado de árboles que proyectan su sombra sobre su superficie. Esto impide la iluminación directa de los rayos solares. B. Renacuajo encontrado en un charco rodeado por pastizal. Los rayos solares inciden directamente sobre la superficie del charco.

Ahora bien, el cambio evolutivo ¿puede darse en cualquier dirección? En una película hollywoodense (no de las más exitosas), "Waterworld", se mostraba un futuro sombrío para la humanidad donde todo el planeta quedaba completamente inundado a causa del

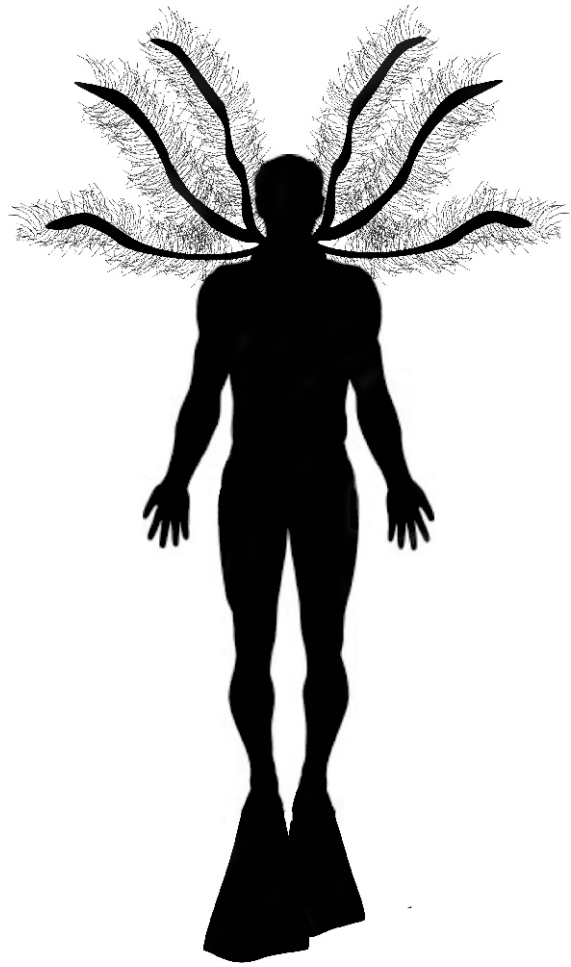


Figura 3: Silueta del prototipo de un humano mutante con branquias externas. Las branquias externas son fundamentales para la respiración bajo el agua; mientras que las "patas de rana" son un componente adicional para la propulsión.

derretimiento de los casquetes polares (en realidad, si nos ponemos a pensar esto no parece muy lejano). El protagonista (Kevin Costner) era un mutante provisto de branquias y membranas entre los dedos que le permitían respirar bajo el agua y nadar más rápido que otros humanos. El imaginario popular diría que si nuestro planeta se inunda, una mutación de este tipo aparecería totalmente adaptativa y debería esparcirse en las generaciones posteriores. Sin embargo, la presencia de branquias en seres humanos es inviable ya que, incluso si fuera posible su desarrollo en humanos, no sería posible extraer suficiente oxígeno para mantener su metabolismo o deberían ser muy grandes y residir fuera del

cuerpo (Fig. 3). Esto último no representaría ninguna ventaja ya que serían muy sensibles a acciones externas. Por otro lado la presencia de membranas interdigitales en humanos (sindactilia) ocurre raramente y generalmente sólo entre 2 dedos. De todas maneras, para actuar realmente como un órgano propulsor su tamaño también debería estar acorde con el tamaño del cuerpo humano. De aquí se desprende que el rango de variación no es infinito sino que hay límites (restricciones) dentro de los cuales la variación puede ocurrir. Esos límites se relacionan con lo que el desarrollo tiene grabado en su historia.

Literatura consultada:

Gallagher N. 2008. Biomimética: Imitación de los diseños de la naturaleza. National Geographic Abril de 2008.

Goldberg J & Fabrezi M. 2008. Development and Variation of the Anuran Webbed Feet (Amphibia, Anura). Zoological Journal of the Linnean Society 152: 39-58.

Gould SJ & Lewontin RC. 1983. La adaptación biológica. Mundo Científico 22:214-223.

Shubin N. 1995. The evolution of paired fins and the origin of tetrapod limbs. Evolutionary Biology 28: 39-86.

La relación forma-función en la naturaleza ha atraído considerablemente la atención desde Leonardo Da Vinci con el vuelo de los pájaros y su máquina voladora hasta la actualidad con la ingeniería biónica que utiliza la naturaleza como una fuente de inspiración para su aplicación a la técnica de los sistemas de arquitectura, ingeniería y tecnología. Entre los diseños más llamativos se encuentran los brazos robóticos con habilidad prensil, un traje de natación cuya superficie con estructura de piel de tiburón hace más rápidos a los nadadores y un auto Mercedes Benz basado en la forma y líneas del pez cofre que ya fue probado en el túnel de viento con una tasa de eficiencia increíble.

Evolución de la viviparidad en peces teleósteos

Virginia Martínez. Instituto de Bio y Geociencias y Facultad de Ciencias Naturales.
Universidad Nacional de Salta. Avda. Buenos Aires 177. 4400-Salta. República Argentina

La viviparidad es un modo reproductivo en el que las ovas son fertilizadas y retenidas dentro del sistema reproductor femenino hasta completar el desarrollo embrionario. Este modo de reproducción, sumamente exitoso se ha desarrollado repetidamente en diferentes taxones. Está presente en todas las clases de vertebrados, excepto en las aves. La gestación interna no es una innovación de los mamíferos y ha surgido independientemente varias veces y con grandes variaciones en muchos linajes. La evolución de la viviparidad ha implicado la modificación: 1) de los sistemas reproductores masculinos y femeninos, 2) de los mecanismos de transferencia del espermatozoide y 3) el establecimiento de una variedad de relaciones madre-embrión, entre las que se incluyen, relaciones de desarrollo, morfológicas, tróficas, osmorregulatorias, respiratorias, excretoras, endocrinológicas e inmunológicas.

Entre los vertebrados hace su aparición evolutiva en los peces condriictios y osteictios. Se considera que los peces tienen la clave para comprender la evolución de la viviparidad en vertebrados, ya que son los primeros vertebrados vivíparos y en ellos se manifiesta la mayor diversidad en el grado de relaciones maternas y embrionarias.

La viviparidad en teleósteos está restringida a unas 510 especies en unas 13 familias: Poeciliidae, Clinidae, Lambrosidae, Anablepidae, Zoarcidae, Parabrotulidae, Bythitidae, Aphyonidae, Zenarchopteridae, Goodeidae, Scorpaenidae, Comephoridae y Embiotocidae, de un total estimado de 27.000 especies de teleósteos, las especies vivíparas comprenden cerca de un 2% de todos los peces óseos. Cuatro familias en particular: Poeciliidae, Anablepidae, Goodeidae y Zenarchopteridae son miembros del taxón

Atherinomorpha, del orden Cyprinodontiformes, diagnosticadas como monofiléticas por sus características reproductivas y osteológicas. Analizaremos las particularidades de la viviparidad de tres familias: Poeciliidae, Anablepidae, Goodeidae.

Modificaciones en el sistema reproductor

La viviparidad nunca habría sido posible sin la co-evolución del comportamiento reproductivo, inseminación y fertilización interna. La mayoría de las especies inseminadoras presentan especializaciones en el espermatozoide como, el alargamiento de la cabeza y la mediapieza (introspermas) (Fig. 1); a diferencia de los demás teleósteos que fertilizan en el agua, que poseen espermatozoides con cabezas redondeadas y cortas media pieza (acuespermas). Además de las modificaciones en la forma del espermatozoide, en los inseminadores pueden formar paquetes de espermatozoide (espermatozeugmatas) como sucede en Poeciliidos y Goodeidos, o transferirlos libremente como se observa en jenynsidos. Los machos de la mayoría de las especies de peces vivíparos, como los poeciliidos, goodeidos y anablépidos, han desarrollado el gonopodio para depositar y transferir el espermatozoide al gonoducto femenino. El gonopodio se forma por la modificación de la aleta anal impar, donde algunos radios de la aleta se fusionan y forman una estructura tubular (Fig. 1).

El ovario de la mayoría de los teleósteos, incluidas las especies vivíparas difiere del resto de los demás vertebrados en su estructura. Es hueco, por ello ha sido definido como cistovario, se comunica al exterior por un gonoducto (Fig. 2). Esta condición se debe a

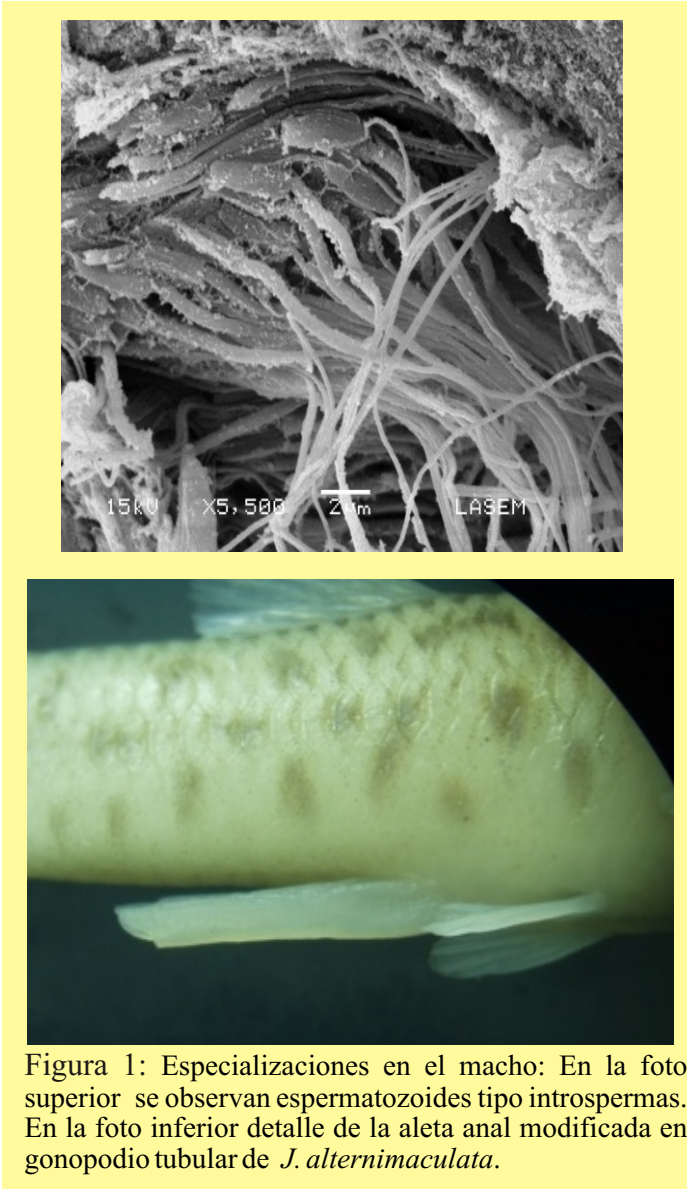


Figura 1: Especializaciones en el macho: En la foto superior se observan espermatozoides tipo introspermas. En la foto inferior detalle de la aleta anal modificada en gonopodio tubular de *J. alternimaculata*.

su particular desarrollo, el epitelio celómico presenta pliegues laterales que se fusionan ventralmente, forman la cavidad ovárica donde se proyectan las lamelas ováricas, por lo que la ovulación en los peces óseos a diferencia del resto de los vertebrados, se produce hacia la cavidad ovárica. Debido a que los teleósteos no desarrollan conductos müllerianos, las hembras no poseen oviductos, el ovario de los vivíparos se diferencia del resto de los teleósteos y de los demás vertebrados porque es el sitio, no solamente de producción de huevos, sino también es donde ocurre la fecundación y la gestación. Por otra parte, los teleósteos forman oocitos con abundante vitelo, así aseguran el desarrollo de la cría hasta su eclosión; en los peces vivíparos los oocitos

contienen menos vitelo, característica que está relacionada con la retención de los embriones dentro del tracto reproductor.

Los oocitos pueden ser retenidos dentro de los folículos ováricos, allí ser fertilizados y completar todo su desarrollo, este tipo de gestación se conoce como gestación intrafolicular, no tiene comparación dentro de los vertebrados y está presente en especies de las familias Poeciliidae y Anablepidae; o bien el desarrollo del embrión se completa en el lumen (cavidad), en este caso se denomina gestación intraluminal, como es el caso de las familias Goodeidae y la subfamilia Jenysiidae.

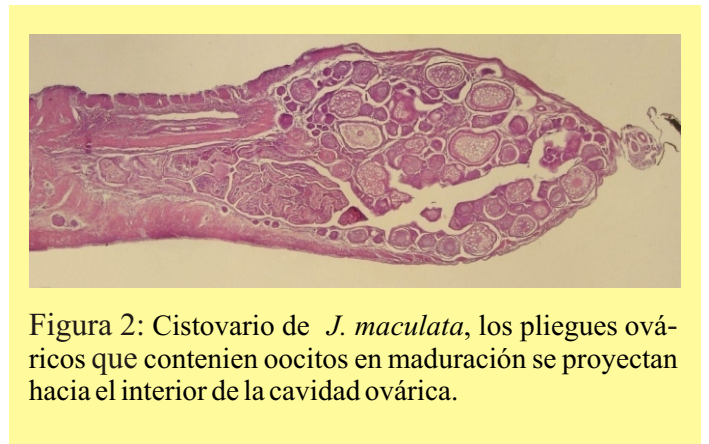


Figura 2: Cistovario de *J. maculata*, los pliegues ováricos que contienen oocitos en maduración se proyectan hacia el interior de la cavidad ovárica.

Relación materno-embrión en teleósteos vivíparos

La viviparidad como una forma de ovoviviparidad, donde los embriones son incubados sólo por el saco de vitelo, evolucionó solamente en la subfamilia Poeciliinae. Formas avanzadas de viviparidad, en las cuales las madres proveen nutrición adicional a los embriones a través de estructuras similares a placentas, aparentemente evolucionaron varias veces a partir de un ancestro ovíparo en las subfamilias Goodeinae, Anablepinae, Jenynsiinae y más de una vez en Poeciliinae. En los diferentes tipos de gestación, los embriones y tejidos ováricos han desarrollado diferentes especializaciones materno-embrión. Éstas son responsables del intercambio gaseoso, de electrolitos, nutrientes, residuos metabólicos y posiblemente agentes inmunológicos.

Especializaciones embrionarias

De acuerdo al tipo de nutrición, se reconocen diferentes tipos de embriones: lecitotróficos (Fig. 3), aquellos que dependen exclusivamente de las reservas de vitelo almacenadas en el saco vitelino (ovovivíparos), sufren una disminución en el peso del embrión durante la gestación y; matrotróficos, los que consumen rápidamente las reservas de vitelo y cuentan para su desarrollo con suplemento de nutrientes maternos (verdaderos vivíparos) y exhiben un considerable incremento de peso. Todos los embriones de los peces vivíparos dependen de la madre para el intercambio de gases, respiración, excreción y osmorregulación. En las especies matrotróficas los nutrientes maternos pasan al embrión a través de tejidos epiteliales como el tegumento, aletas, filamentos branquiales, epitelio bucal, saco vitelino y saco pericardial (vía dermatotrófica) o a través del intestino y sus derivados como trofotenios (vía enterotrófica).

Todos los embriones de teleósteos vivíparos tienen como primer estado nutricional la lecitotrofia. En la gestación intraluminal (Fig. 3), que es el modo prevalente, se han encontrado además otros modos de nutrición embrional; oofagia y adelnofagia: ingestión de huevos periódicamente ovulados durante la gestación e ingestión de otros hermanos, ambos términos se utilizan bajo el concepto de canibalismo intrauterino entre embriones (Goodeidos); trofodermia: absorción de nutrientes maternos a través de la superficie general del cuerpo, aletas, intestino. (Anablepidae); placentotrofia: desarrollo de placentas trofoteniales (Goodeidos) y placentas bucales y branquiales (Jenynsiinae) (Fig. 4).

En la evolución de la viviparidad parecen haber actuado principalmente factores ecológicos y evolutivos. Su aparición implicó: disminución en el número y tamaño de los oocitos, cambio en la fecundación de externa a interna, sistemas de apareamiento que posibilitaron la fecundación interna, retención

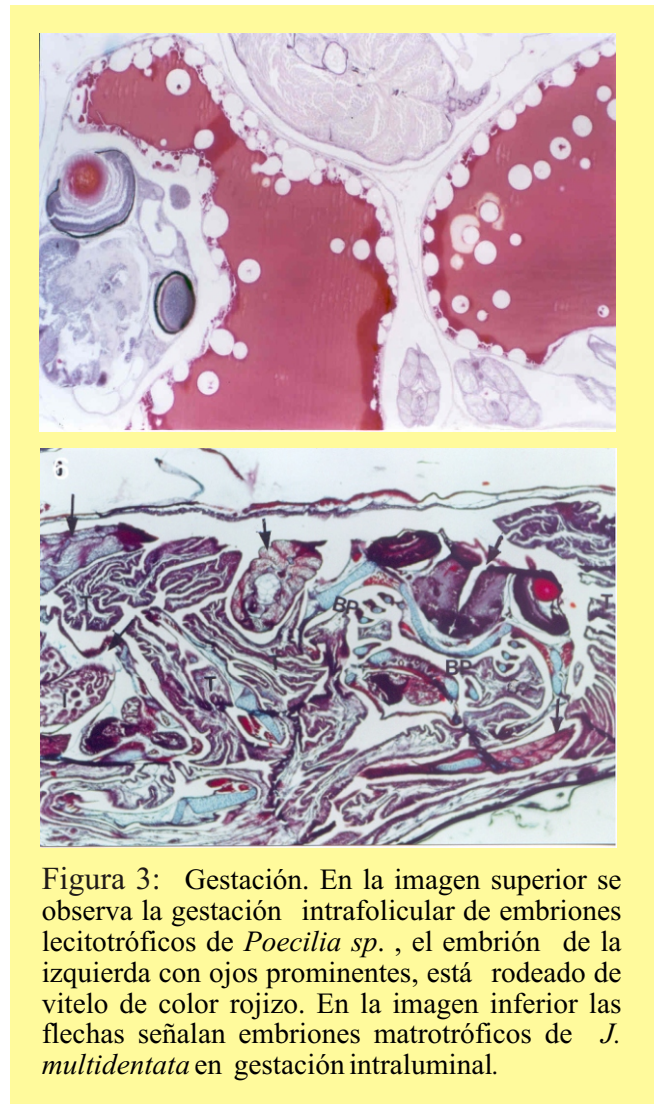


Figura 3: Gestación. En la imagen superior se observa la gestación intrafolicular de embriones lecitotróficos de *Poecilia sp.*, el embrión de la izquierda con ojos prominentes, está rodeado de vitelo de color rojizo. En la imagen inferior las flechas señalan embriones matrotróficos de *J. multidentata* en gestación intraluminal.

de los embriones dentro del sistema reproductivo de la hembra, utilización del ovario u oviducto como lugar de gestación, modificaciones estructurales y funcionales del embrión y del sistema reproductivo de la hembra y modificación de los mecanismos de control endócrino de la reproducción existente. Entre las ventajas selectivas que la viviparidad ofrece se encuentran: una mayor supervivencia de la descendencia que compensa la baja fecundidad; ampliación de los nichos reproductivos por reducción de la competencia; colonización de nuevos hábitats por la explotación de nuevos nichos; nichos; incremento de la eficiencia energética de los vivíparos matrotróficos. Entre las principales desventajas se cuentan: reducción de la fecundidad y mayor costo para la hembra, por el riesgo de pérdida de la camada por muerte materna.

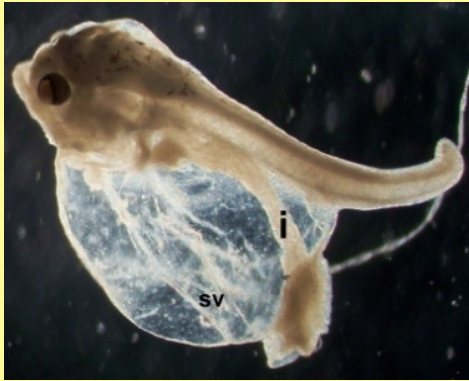


Figura 4: especializaciones embrionarias y maternas para la absorción de nutrientes. En la foto superior se observa el saco ventral e intestino por donde el embrión de *jenynsia* absorbe los nutrientes del fluido materno. En la figura central, los embriones de *jenynsia* en un estadio más avanzado están rodeados de proyecciones ováricas que forman placentas que se introducen en la boca y cavidades branquiales de los embriones, formando placentas branquiales y bucales. En la figura inferior, un embrión de goodeidos con pliegues intestinales, trofotenio, con el cual absorbe nutrientes maternos.

La viviparidad es un rasgo que parece haber evolucionado repetidamente en diferentes órdenes de peces, su comparación filogenética puede dar información de cómo las fuerzas evolutivas produjeron la repetición de la viviparidad.

Literatura consultada:

Dodd JM & JP Sumpter. 1984. Fishes. In: Physiology of Reproduction (Ed: Lamming, G.E.). Churchill Livingstone. London.1:1-126.

Grier HJ. 2000. Ovarian germinal epithelium and folliculogenesis in the common snook, *Centropomus undecimalis* (Teleostei: Centropomidae). J. Morphol. 243: 265- 281.

Holleberg F & JP Wourms. 1994. Ultrastructure and protein uptake of the embryonic trophotaeniae of four species of Goodeid fishes (Teleostei: Atheriniformes). J. Morphol. 219:105-129.

Jamienson BJM. 1991. Fish evolution and systematic: evidence from spermatozoa. Cambridge University Press, Cambridge.

Lombardi J. 1996. Postzygotic maternal influences and the maternal-embryonic relationships of viviparous fishes. Amer. Zool. 36:106-115.

Martínez VH. 2007. Estrategias reproductivas y relación madre embrión de tres especies de peces vivíparos del género *Jenynsia*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Salta. 178 pp.

Meyer A & C Lydeard. 1993. The evolution of copulatory organs, internal, fertilization, placenta and viviparity in killifishes (Cyprinodontiformes) inferred from a DNA phylogeny of the tyrosine kinase gene X src. Proc. R. Soc. Lond. B. 254 : 153 162.

Schlinder JF & WC Hamlett. 1993. Maternal Embryonic relations in viviparous teleosts. J. Exp. Zool. 266:378-393.

Turner CL. 1940. Pseudoamnion, pseudochorion and follicular pseudoplacenta in poeciliid fishes. J. Morphol. 67: 59- 89.

Uribe MC, G De la Rosa-Cruz & A García-Alarcón. 2005. The ovary of viviparous teleosts. Morphological differences between the ovaries of *Goodea atripinnis* and *Ilyodon whitei* (Goodeidae). In: Viviparous fishes. Eds: Uribe, M.C. y H.J. Grier. New Life Publications, Homeatead, Florida:217-236.

Wourms JP. 1981. Viviparity: The maternal-fetal relationships in fishes. *Amer. Zool.* 21:473-515.

Wourms JP, BD Groves & J Lombardi. 1988. The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes. In *Fish Physiology*. (Eds: Hoar, W.S. y D.J. Randall). XI: 2-134.

Wourms JP & J Lombardi. 1992. Reflections on the evolutions of piscine viviparity. *Amer. Zool.* 32: 276-293.

La habilidad prensil en los Tetrápodos

Virginia Abdala. Instituto de Herpetología, FML-CONICET-Cátedra de Biología General, Facultad de Ciencias. Naturales. Universidad Nacional de Tucumán. Miguel Lillo 251. San Miguel de Tucumán. República Argentina

Prensilidad es una palabra que generalmente se asocia a la capacidad de agarrar objetos con la mano que tenemos los humanos y la mayoría de los primates. Un investigador llamado Napier describió en 1956 dos modos de prensión de la mano humana, a los que llamó prensión gruesa (power grip) y prensión de precisión (precision grip). Tradicionalmente se ha considerado que el único tetrápodo capaz de este segundo tipo de prensión es el hombre. Además, esta capacidad de la mano se ha considerado un elemento significativo en el complejo evolutivo mano/cerebro/herramienta en el linaje humano. Así, las inferencias extraídas de muestras fósiles acerca de la potencialidad de las manos de estos especímenes para lograr una prensión de precisión, han servido para establecer si éstos eran capaces de hacer y/o usar herramientas.

Pero ¿cómo se diferencia una prensión gruesa de una prensión de precisión? En el primer caso tenemos un objeto que se toma usando solamente los dedos, o los dedos, incluido el pulgar, y la palma de la mano (Fig. 1a). En el segundo caso, el objeto es sostenido por las superficies flexoras de los dedos (las yemas) y el pulgar (Fig. 1b)

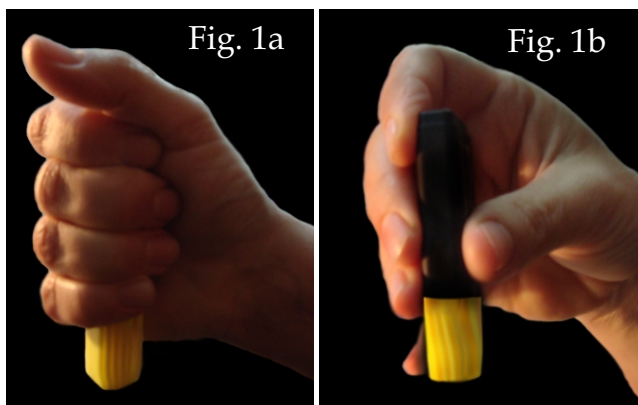


Figura 1: a. Prensión gruesa. b. Prensión de precisión.

En líneas generales, las investigaciones relacionadas a la prensión de la mano se han restringido al campo de la paleoantropología, la antropología, la medicina y, más recientemente, la robótica o biónica. Sin embargo, los estudios biológicos en tetrápodos no primates no parecen haber considerado qué pasa con la capacidad de prensión en linajes más lejanos a mamíferos. Hasta muy recientemente no sabíamos nada, o casi nada, de la situación en animales del tipo de lagartos o ranas. Un lagarto, ¿puede agarrar? y una rana o un sapo, ¿agarran? ¿Cuándo apareció la capacidad de prensión en la historia de los tetrápodos?

De acuerdo a los trabajos realizados por Gray y colaboradores en 1997 en relación a los complejos comportamientos de alimentación que se observan en algunas ranas arborícolas, debemos admitir que la capacidad de prensión ha aparecido también en otros linajes de tetrápodos, aparte de los primates (tetrápodos son los animales con cuatro patas). De acuerdo a estos investigadores, muchas ranas arborícolas se alimentan usando su miembro anterior, agarrando las presas con las manos y dirigiéndolas a la boca, luego de enfrentar la mano y la cara. Este comportamiento está presente en varias especies de una familia de ranas llamadas Hylidae. Esto que a primera vista parece trivial, es en realidad asombroso. Hasta donde sabemos, estas ranitas tienen un comportamiento que aparece de nuevo en linajes de mamíferos, por ejemplo ardillas, pero que parece haberse perdido en todos los reptiles (recordemos que en su acepción actual, reptiles es un grupo que incluye a las aves). No hay registros hasta donde conocemos, de lagartos, tortugas y, obviamente, tampoco de aves que usen el miembro anterior de una manera tan versátil.

Estos movimientos implican la capacidad de pronación: con el miembro anterior semiflexionado o extendido, la mano se ubica con la palma hacia abajo; y de supinación: con el miembro anterior semiflexionado o extendido, la palma se ubica hacia arriba. Ambos movimientos son necesarios para llevar una presa a la boca con las manos.

Recientemente se publicaron las primeras investigaciones que se enfocan en la cuestión de la prensilidad como objeto de estudio fuera del linaje de los primates. Y lo que se ha visto es que la prensilidad fina tal como fuera definida por Napier es una habilidad que ya exhiben ciertas ranas arborícolas como por ejemplo la rana verde *Phyllomedusa*. Tanto la pronación como la supinación son movimientos que aparecen en estas ranas. Sin embargo en los lagartos solo parece ser posible la prensión gruesa de Napier y no hay registros de pronación y supinación, salvo probablemente en los camaleones, que pertenecen a un linaje de lagartos cuya anatomía de la mano y pata está altamente modificada. Así, los camaleones son animalitos tan diferentes a los otros lagartos que apenas pueden ser utilizados para comparar las funciones de la mano (o de la pata) con otros lagartos de anatomía más convencional. En los mamíferos la capacidad de prensión está bastante extendida y la presentan varios linajes. Algunos marsupiales como las comadrejas sudamericanas, además de las ardillas y muchos otros mamíferos, pueden abrir y cerrar los dedos sobre el alimento en un movimiento de pinzas y llevarse a la boca, pero no parecen tener posibilidades de movimientos independientes de los dedos, como si las tienen las *Phyllomedusa* que mencionáramos y por supuesto, nosotros los homínidos. Se ha considerado siempre que la destreza manual de los homínidos es insuperable; en el gibón y en el orangután, las necesidades de trepar y de braquiación han reducido el tamaño y destreza del pulgar. El chimpancé y el gorila son bastante diestros, pero en el hombre el pulgar es mayor, mucho más musculoso y más flexible.

La longitud y fuerza del pulgar humano permiten un asimiento extraordinariamente preciso, fuerte pero delicado. Este asimiento se ha considerado casi un rasgo tan distintivo de la humanidad como el bipedismo y el tamaño del cerebro. Sin embargo, las *Phyllomedusa* pueden oponer el pulgar al resto de los dedos. Esta oponibilidad del pulgar no ha sido registrada dentro del linaje de ningún reptil conocido.

Es interesante que los caracteres anatómicos que aparecen más ligados a la cuestión de la prensilidad y de la versatilidad de los movimientos de la mano en general parecen ser los tendones de los músculos del antebrazo que mueven los dedos (o músculos extrínsecos de la mano), más que los músculos de la mano en sí (intrínsecos de la mano). Estudios recientes todavía en curso han mostrado que las diferencias entre la mano de un reptil o de un mamífero no son ni la cantidad ni el tipo de músculos intrínsecos, de hecho los humanos tenemos menos músculos intrínsecos que un lagarto, sino de los extrínsecos. Los humanos tenemos más músculos extrínsecos de la mano que, por ejemplo, un lagarto. La conexión entre estos músculos extrínsecos de la mano y los dedos de cuyo movimiento son responsables, se hace a través de un sistema de tendones que parece estar altamente ligado a las capacidades de movimiento de los dedos. Cuanta más capacidad de movimiento tienen los dedos, más independientes son los tendones de conexión antebrazo-mano. Cuanta mayor unión hay entre estos tendones, menor es la capacidad de movimiento de los dedos, lo cual es perfectamente lógico por otra parte. En las Figuras 2 (a,b) se muestra la diferencia en la anatomía de estos tendones en lagartijas, pero esta diferencia se registra a lo largo de todo el grupo de los tetrápodos. Incluso entre los primates, aquellos con mejor capacidad de prensión y movimiento de los dedos presentan los tendones de los músculos extrínsecos de la mano completamente independientes.

La anatomía comparada de la mano a todo lo largo del grupo tetrápodos muestra una sorprendente similitud. Las variaciones son menores, sin embargo las posibilidades de uso



Figura 2: Vista ventral del sistema tendinoso de la palma de la mano en dos lagartos. a. En un lagarto terrestre los tendones que mueven los dedos se integran en una masa compacta. b. En un lagarto arborícola los tendones no pierden su individualidad en la placa tendinosa.

y movimiento son sorprendentemente diferentes. En la búsqueda de una explicación para esta aparente paradoja, se están iniciando investigaciones que se plantean el rol de la anatomía y funcionamiento del cerebro en las posibilidad de prensión de la mano en tetrápodos no primates como las ranas arborícolas. Este es un mundo poco explorado que seguramente traerá nuevas perspectivas para el análisis de la capacidad de prensión en tetrápodos en general.

Literatura consultada:

Abdala V, A Manzano, MJ Tulli & A Herrel. 2009. The Tendinous Patterns in the Palmar Surface of the Lizard Manus: Functional Consequences for Grasping Ability. *The Anatomical Record* 292: 842-853.

Diogo R, V Abdala, MA Aziz, N Lonergan & B Wood. 2009. From fish to modern humans comparative anatomy, homologies and evolution of the pectoral and forelimb musculature. *Journal of Anatomy* 214: 694-716.

Gray L, J O'Reilly & K Nishikawa. 1997. Evolution of forelimb movements patterns for prey manipulation in anurans. *The Journal of Experimental Zoology* 277: 417-424.

Harris M. 1993. *Nuestra Especie*. Alianza Editorial, Madrid.

Manzano A, V Abdala & A Herrel. 2008. Morphology and function of the forelimb in arboreal frogs: specializations for grasping ability? *Journal of Anatomy* 213: 296-307.

Marzke M. 1997. Precision grips, hand morphology, and tools. *American Journal of Physical Anthropology* 102: 91-110.

Napier JR. 1956. The prehensile movements of the human hand. *Journal of Bone and Joint Surgery* 38: 902-913.

Susman R. 1998. Hand function and tool behavior in early hominids. *Journal of Human Evolution* 35: 23-46.