

Evolución de la fauna cavernícola: mecanismos y procesos que explican el origen de las especies troglodias.
Evolution of cave fauna: mechanisms and processes that elucidate the origin of troglodite species.



Carlos GALÁN.

Sociedad Venezolana de Espeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.
Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. **Febrero 2010.**

E-mail: cgalan@vahoo.es

Evolución de la fauna cavernícola: mecanismos y procesos que explican el origen de las especies troglobias.

Evolution of cave fauna: mechanisms and processes that elucidate the origin of troglobite species.

Carlos GALÁN^{1,2,3}

¹ Sociedad Venezolana de Espeleología. Apartado 47.334, Caracas 1041-A, Venezuela.

² Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Apartado 21827, Caracas 1020-A, Venezuela.

³ Sociedad de Ciencias Aranzadi. Alto de Zorroaga s/n. 20.014 San Sebastián - Spain.

E-mail: cegalham@yahoo.es

(Febrero 2010)

RESUMEN

Los cavernícolas estrictos o troglobios comparten un conjunto de rasgos convergentes en su anatomía, fisiología y estrategia de vida (denominado troglomorfismo). Destaca particularmente su anoftalmia, depigmentación, morfología estilizada, multiplicación de estructuras sensoriales y bajo metabolismo. Las explicaciones de las causas evolutivas para la reducción o pérdida de ojos y pigmento han sido controversiales desde los tiempos de Lamarck y Darwin. La ausencia de cualquier ventaja selectiva para tales reducciones ha conducido a los Bioespeleólogos a considerar una variedad de ideas para sostener su ocurrencia, generalmente en base a troglobios de zonas templadas. Muchas hipótesis han sido propuestas bajo la influencia de ideas o conceptos percibidos como correctos en algunas épocas. Pero han ido siendo descartadas por nuevos datos y evidencia aportados por el estudio de troglobios de zonas tropicales, cavernas en lava, cuevas anchihalinas y habitats hipógeos transicionales.

En este trabajo estudiamos la evolución troglobia centrándonos en los cambios en morfología. En ellos encontramos numerosos casos de cambio alométrico y heterocrónico, hiper morfosis y neotenia. Relacionados a su vez con cambios en los patrones de desarrollo y en la estrategia de vida. Esto es explicado por conservatismo y fuerte integración en los programas de desarrollo. El troglomorfismo se muestra como un proceso epigenético, donde el cambio heterocrónico representa el extremo del cambio evolutivo coordinado. La convergencia de caracteres en troglobios de diferentes grupos zoológicos es explicada por la respuesta de los organismos a las similares y fuertes presiones selectivas de un habitat extremo, extenso y adverso. Los ejemplos aportados por los cavernícolas permiten formular nuevas ideas y avances teóricos en ecología y evolución.

Palabras clave: Bioespeleología, fauna cavernícola, cambio morfológico, neotenia, troglomorfismo, ecología, evolución.

ABSTRACT

The troglobites or strict cave-dwelling fauna share a set of convergent characteristics in their anatomy, physiology and life strategy (named troglomorphism). The most outstanding features are blindness, depigmentation, elongated morphology, multiplication of sensory structures, and low metabolism. Explanations of the evolutionary causes for the reduction or loss of eyes and pigment in cave animals have been controversial since the time of Lamarck and Darwin. The absence of any clear selective advantage to such reduction has led Biospeleologists to consider a variety of ideas underlying their existence, generally based on template troglobites. Many hypotheses have been proposed under the influence of concepts or ideas that have been largely perceived as right in some epochs. But these explanations have been discarded by new data and evidence furnished from tropical troglobites, lava caverns, anchihaline caves and transitional subterranean habitats.

In this work we studied the troglobites evolution centred in morphological changes. In them, we found numerous cases of allometric and heterochronic change, hypermorphosis and neoteny. They are in turn associated with changes in the patterns of development and in the strategy of life. This is explained by conservatism and by strong integration in developmental programs. Thus, troglomorphism is shown as an epigenetical process, in which heterochronic change represents the extreme of coordinated evolutive change. The convergence of characters into troglobites of different zoological groups is explained by the response of the organisms to similar and strong selective pressures in an extreme, extense and adverse habitat. The examples provided by the cave-fauna lead to support new ideas and theoretical advances in ecology and evolution.

Key words: Biospeleology, cave-fauna, morphological change, neoteny, troglomorphism, ecology, evolution.

INTRODUCCION

Las hipótesis clásicas que han sustentado el conocimiento teórico de la Bioespeleología (RACOVITZA, 1907; JEANNEL, 1950; VANDEL, 1965; BARR, 1968; CULVER, 1982) estuvieron basadas en ejemplos incompletos de zonas templadas.

Las ideas -fuertemente predominantes- de MAYR (1963, 1983) sobre la especiación alopátrica, fortalecieron la visión de que la especiación no es posible en presencia de flujo de genes, por lo cual se postulaba una lenta formación de los caracteres fenotípicos de los troglobios, a partir de formas pre-adaptadas de gran antigüedad filética. Del mismo modo se pensaba que el troglomorfismo requería grandes cambios genéticos y ello sólo podía proceder a través de una larga evolución en el medio hipógeo.

Las visiones evolutivas ortogenéticas (direccionales) se propagaron ampliamente entre los biólogos de Europa y Norteamérica. Particular impacto tuvo la interpretación "organicista" de VANDEL (1965) en la cual todas las líneas filéticas pasan a través de fases evolutivas "progresivas" las cuales culminan en la especialización y senescencia filética de los troglobios, rechazando incluso la intervención del ambiente durante el proceso. Teóricos como THEILHARD DE CHARDIN (1959), por ejemplo, ven en la evolución sólo un evento en la ortogénesis que conduce hacia más altos grados de organización. No obstante, como DOBZHANSKY (1970) señala: los intentos para definir qué constituye evolución progresiva han tenido sólo un éxito mediocre, ya que el simple cambio no implica necesariamente progreso.

Investigadores de distintos campos han aportado en épocas más recientes nuevas teorías y modelos para explicar la evolución troglobia, destacando el papel de la selección natural y el valor adaptativo del troglomorfismo, que incluye caracteres constructivos y regresivos. Entre ellas: mecanismos de economía de energía (SKET, 1985; FONG, 1985), integración del desarrollo (WILKENS et al., 1979; WILKENS, 1986), reducción del metabolismo asociado a ambientes extremos (HUPPOP, 1986), acumulación de mutaciones neutras (WILKENS, 1971; CULVER, 1982), evolución paralela y convergencia (CHRISTIANSEN, 1985; ROMERO, 1985), deriva de hábitat y selección divergente (BUSH, 1994; WRIGHT, 1982), stress ambiental en el ambiente profundo de las cuevas (HOWARTH, 1993; PARSONS, 1987, 1991), neotenia inducida por stress (MATSUDA, 1982).

Un análisis que revisa ampliamente y sintetiza la mayor parte de la información anterior fue incluido en GALAN (1993); estudios complementarios sobre casos concretos de troglobios tropicales y templados aparecen en: GALAN (1995, 1996, 2001, 2002), GALAN & HERRERA (1998, 2006), GALAN et al. (2008, 2009), HERRERA et al. (2009); datos integrados de genética y ecología evolutiva, asociados a los hallazgos bioespeleológicos más recientes, demuestran que los modos de especiación sympátricos (en presencia de flujo de genes) son predominantes entre los cavernícolas y que su evolución está básicamente comandada por una activa colonización del medio hipógeo (GALAN, 1995; GALAN & HERRERA, 1998). Este último trabajo redefine la clasificación ecológica clásica del sistema Schiner-Racovitza (RACOVITZA, 1907; VANDEL, 1965) y muestra que la evolución troglobia se produce en el ambiente profundo de las cuevas ("deep cave" environment), compuesto básicamente por mesocavernas (HOWARTH, 1983) y caracterizado por su adversidad extrema.

Un aspecto que introduce dudas entre los investigadores -aún fuertemente influidos por la teoría clásica- reside en la evidente y curiosa morfología de los cavernícolas. Sus extrañas formas y caracteres -en comparación con los epígeos- son adaptaciones y están en concordancia con la vida en las cavernas. Pero, aún aceptando la evidencia actual de que la evolución cavernícola puede ocurrir en poco tiempo y por modos sympátricos, resulta difícil entender cómo cambios tan grandes puedan proceder sin implicar innumerables y complejos cambios genéticos, que al parecer requerirían la intervención de mucho tiempo.

MATERIAL Y METODOS

El objeto del presente trabajo es el de aportar nuevos datos y despejar esas dudas. Para ello se analiza el cambio morfológico durante la evolución troglobia, en cavernícolas de zonas tanto tropicales como templadas, mostrando que existen numerosos casos de cambios alométricos y heterocrónicos, paedomorfosis y neotenia.

Los datos muestran que el troglomorfismo constituye un proceso integrado de respuesta de los organismos a las condiciones de adversidad del medio hipógeo. Cambios genotípicos sencillos y cambios fenotípicos fuertemente integrados permiten explicar la construcción de nuevos caracteres, la reducción de estructuras, y el sorprendente alto grado de convergencia que presentan los troglobios de diferentes grupos zoológicos y de diferentes regiones del globo. El análisis del contexto adaptativo suministra excelentes ejemplos de prueba que conectan la micro y la macroevolución, los cuales han operado en la evolución general para permitir la adaptación de los organismos a nuevos ambientes y el surgimiento de taxa superiores, aportando de este modo a la teoría evolutiva general datos biológicos esclarecedores.

La metodología utilizada incluye la descripción, formulación y testado de hipótesis y modelos, el análisis comparado y la síntesis comprensiva. El trabajo aborda infinidad de aspectos que han resultado controversiales en Bioespeleología y discute la trama teórica que los sustenta.

RESULTADOS

Durante 48 años he tenido la oportunidad de explorar cavernas y estudiar su fauna en fantásticos parajes y en los más remotos lugares del planeta. No ha dejado de sorprenderme el hallar en profundas simas y apartadas galerías notables formas de vida, de extraño aspecto, depigmentadas y anoftalmas, a menudo de tamaños milimétricos pero perfectamente visibles (= macrofauna), incluyendo grandes especies de peces, cangrejos, amblypygios, escorpiones, y muchos otros grupos. La rareza de estas especies troglobias sólo es comparable a la que presenta la fauna abisal de las grandes profundidades marinas, un medio en el que también reina la oscuridad y las características ambientales son extremas. Si al inicio sólo me interesé por coleccionar e identificar los especímenes hallados, pronto llamó mi atención su curiosa biología y ecología, y progresivamente mi interés se centró en tratar de responder a preguntas que sin duda se han formulado repetidas veces los exploradores de medios inhabituales para la biología de superficie. ¿Cuál es el origen de esta extraña fauna? ¿Cómo llegaron estos seres aquí? ¿Cómo viven en este medio? Si derivaron de otras especies ancestrales, procedentes de la superficie iluminada del planeta, ¿cómo se produjo su adaptación al ambiente subterráneo, su especiación y evolución? En este trabajo trataré de responder a los aspectos e interrogantes más significativos que, en mi opinión, han suscitado el interés de los biólogos evolutivos.

Lo más sorprendente de la fauna troglobia es el alto grado de convergencia de caracteres anatómicos, fisiológicos y etológicos, que repetidamente presentan los cavernícolas estrictos (= troglobios) de las más diversas regiones y de distintos grupos zoológicos, y que han recibido el nombre de troglomorfo. Anatómicamente, los más frecuentes son: reducción y atrofia del aparato ocular, adelgazamiento de los tegumentos y pérdida de la pigmentación melánica, elongación del cuerpo y apéndices, reducción o atrofia de alas y otros apéndices con reducción de su capacidad de dispersión o de natación (Lámina 1), multiplicación y optimización de la dotación sensorial no-óptica, como quimiorreceptores, higrorreceptores y mecanorreceptores. Fisiológicamente es común una tasa metabólica reducida, bajo consumo de oxígeno por unidad de tiempo, hábitos alimentarios polívoros y resistencia al ayuno, menor número de huevos de mayor tamaño, etapas larvales contraídas, más lento desarrollo embrionario, mayor longevidad y deriva de la estructura poblacional hacia los adultos. Etológicamente puede constatarse una pérdida de los ritmos internos más comunes, vida más pausada con frecuentes períodos de letargo, menor agresividad y menores reacciones de escape. Como estrategia de vida desde un punto de vista reproductivo existe en los troglobios la tendencia a pasar de una estrategia de la r (oportunistas, con gran flujo de energía a través de su biomasa) a una estrategia de la K (especialistas, altamente eficientes, capaces de mantener su biomasa con un moderado flujo de energía), y más precisamente a una estrategia de la A (estrategia de adversidad, apta para desenvolverse en un medio severo, de escasos recursos) (GREENSLADE, 1983; GALAN, 1993; GALAN & HERRERA, 1998). En este sentido existe un claro paralelismo entre la fauna cavernícola y la fauna abisal marina (MARGALEF, 1976).

De momento, queremos dejar establecido que el troglomorfo no sólo involucra caracteres anatómicos, sino también fisiológicos y de estrategia de vida, incluyendo a veces grandes cambios en los modelos funcionales. Los caracteres más rápidamente visualizables en los troglobios residen en su morfología estilizada, de largos apéndices articulados, que a menudo les otorga un aspecto de módulo lunar o de vehículo de exploración inter-galáctico. Este "diseño estructural", dotado de múltiples sensores, parece francamente adecuado para favorecer la exploración, comunicación y búsqueda de recursos en un medio inhóspito (Figura 1). Consideraremos a continuación sus variaciones.

CAMBIO MORFOLOGICO EN LA EVOLUCION DEL TROGLOMORFISMO

En la evolución fenotípica de los troglobios, de distintas maneras y en diferentes combinaciones, los cambios morfológicos involucran repetidamente incrementos y reducciones de determinados caracteres.

Básicamente se incrementa la elongación del cuerpo y apéndices, y se multiplica u optimiza la dotación sensorial táctil y química. En algunos casos se incrementa el número de segmentos corporales y el número de artejos antenales. En otros casos se hipertrofian y complican caracteres de uñas y tarsos. Simultáneamente se produce la reducción o pérdida del aparato ocular y de la pigmentación, la atrofia de alas (en los Pterygota) y la reducción o pérdida de función en pleópodos, urópodos, y otros apéndices natatorios (en los Crustacea). Algunos cavernícolas exhiben también rasgos correspondientes a una morfología primitiva (condición ancestral en su grupo) o a alteraciones atávicas ("retrocesos" hacia condiciones ancestrales). Igualmente se dan casos de modificaciones en los patrones de distribución de sedas, pelos, espinas y prominencias diversas, y aumentos (o disminuciones) en su número. La adaptación fisiológica al habitat hipógeo va acompañada por cambios en la acción de sustancias químicas, en la regulación de los niveles de enzimas, o en la acción hormonal. En casi todos los troglobios es común una baja tasa metabólica y una reducción en el consumo de oxígeno. La acción de algunas sustancias afecta a su vez a la distribución de diferentes constituyentes entre los tejidos del organismo. Sin embargo, cabe destacar que el troglomorfo raramente involucra grandes cambios en las vías bioquímicas. Las características bioquímicas de los organismos son, de lejos, mucho menos diversas que los caracteres morfológicos, y muchas adaptaciones fisiológicas no entrañan cambios bioquímicos sino cambios estructurales o comportamentales, o cambios en la regulación de sustancias químicas inductoras. Las vías bioquímicas básicas, e incluso las distintas clases de células que construye un animal, son casi invariantes a través de los Metazoa; y la evolución de cambios en la morfología envuelve más bien cambios en los patrones de desarrollo de mecanismos celulares, pero no en los mecanismos



Lámina 1. Diversos ejemplos de la curiosa morfología de los troglóbios: (1) El pseudoescorpión *Neobisium (Blothrus) breuili* del País Vasco, es elongado, con gigantismo proporcional y gran desarrollo de los pedipalpos por hiper morfosis. (2) Opilión troglóbico de Venezuela, ejemplificando la morfología típica de los artrópodos cavernícolas: cuerpo y apéndices elongados, anoftalmia, depigmentación y transparencia de los tegumentos. (3) El anfípodo *Bahadzia williamsi*. (4) El isópodo Cirolanidae, *Cirolana texensis*. (5) Decápodo *Orconectes pelucidus*, de bue-holes de Yucatán. (6) Un ilustrativo ejemplo de neotenia: la salamandra *Typhlomolge rathbuni*, conserva branquias externas en el estado adulto. (7) *Ophisternon infernale* y (8) *Ogilbia pearsei*, dos peces troglóbios cuya morfología muestra el paralelismo existente con la fauna abisal marina. (Fuente: Galán, 1995; Elliott, 1998; Iliffe, 2001).

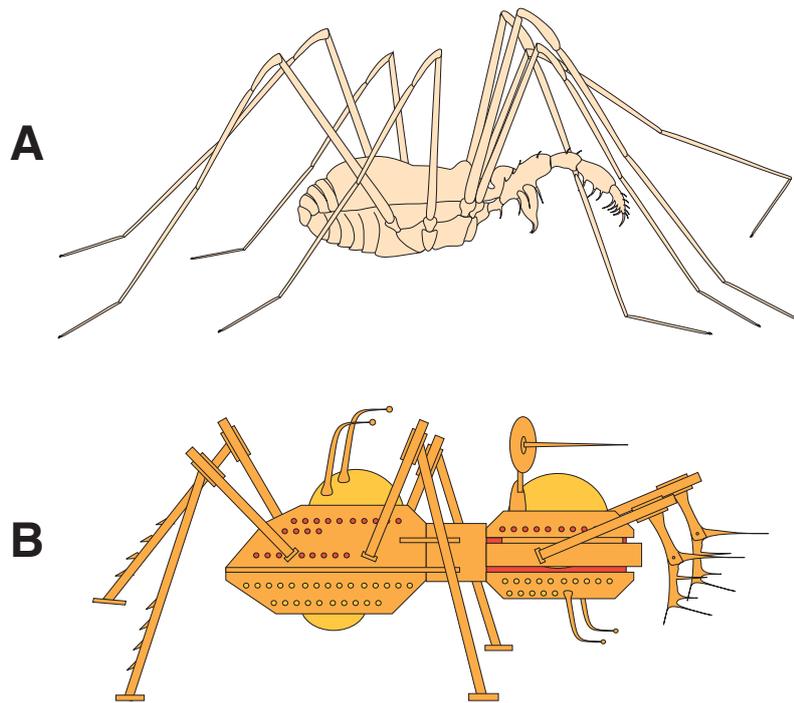


Figura 1. Diseño comparado de un opilión troglabio tipo *Peltonychia* (A) y de un vehículo explorador espacial de un comic, similar a los módulos de aterrizaje reales diseñados para las misiones a la Luna o a Marte (B). (Fuente: GALAN, 1993; modificado).

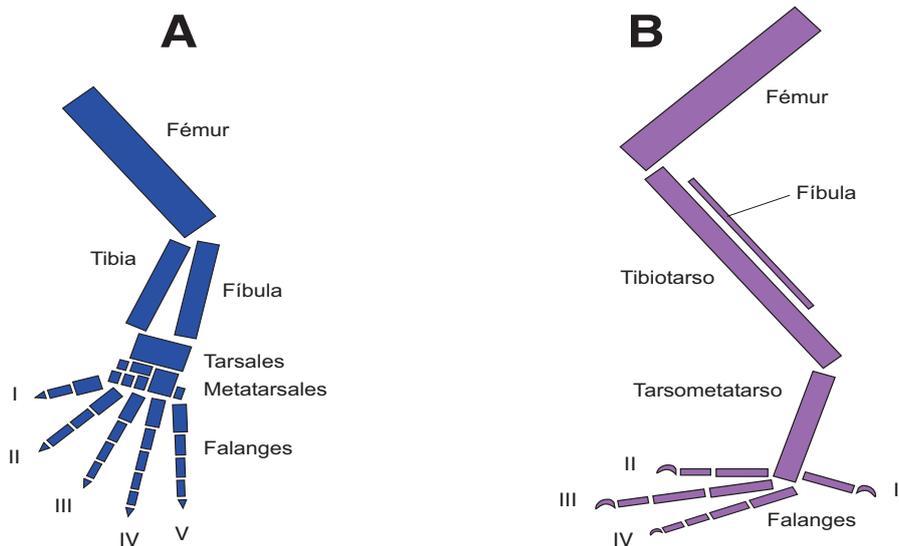


Figura 2. Fusión y reducción de elementos. El esqueleto (esquemático) de la extremidad posterior de un reptil (A) y de un ave (B). En el ave, algunos de los huesos tarsales han resultado fusionados con la tibia, y otros con los metatarsales; el número de dedos y falanges es menor y la fíbula se ha reducido en tamaño. (Fuente: ROMER, 1956; modificado).

celulares en sí (GERHART et al., 1982). Por último, está todo el conjunto de cambios que presentan los troglobios a nivel reproductivo, en su desarrollo y ciclo de vida, los cuales implican el paso a lo que ha sido llamado estrategias de la K o de la A.

PREADAPTACIONES

La posibilidad para los organismos epígeos de colonizar el habitat hipógeo supone la adquisición previa o progresiva de nuevos caracteres, tanto anatómicos como principalmente fisiológicos. Los organismos que ya son muy higrofilicos o poseen ojos reducidos y mecanismos químicos de orientación podrán desenvolverse rápidamente en el ambiente húmedo y oscuro de las cavernas. El conjunto de caracteres que ya posee un grupo zoológico antes de su ingreso a las cavernas constituye un conjunto de pre-adaptaciones (VANDEL, 1965; HOBBS et al., 1977, GOULD & VRBA, 1982); estas preadaptaciones pueden ser caracteres sin uso especial antes del cambio de habitat (no-aptaciones) y, más frecuentemente, adaptaciones al habitat de procedencia las cuales también resultan ventajosos en el nuevo habitat (ex-aptaciones). Los hábitos alimentarios poco especializados o la reproducción béntica en anfípodos Hadzidioidea (un grupo con numerosos representantes stygobios) ya los poseen las formas de superficie marinas y resultan ventajosos en las cavernas. La anoftalmia y depigmentación cutánea, frecuente en colémbolos edáficos, hace de ellos un grupo con claras ventajas para colonizar el ambiente subterráneo. Hábitos detritívoros y carnívoros en coleópteros Leiodidae y Carabidae, respectivamente, son caracteres ya presentes en sus respectivos linajes. Nótese sin embargo que en organismos procedentes de medios transicionales, como el edáfico o el intersticial, diversos caracteres "troglomorfos" son en realidad pre-adaptaciones adquiridas en su ambiente de procedencia. En su evolución cavernícola posterior, los colémbolos edáficos p.ej. desarrollan troglomórficamente la estructura del pié y uñas o la elongación del cuerpo, mientras muchos representantes diminutos del medio intersticial dan origen a cavernícolas mucho más grandes y más estilizados (= gigantismo, común en anfípodos e isópodos stygobios); igualmente a nivel reproductivo se da un acentuado paso a estrategias de la K, en casi todos los grupos. En otros casos, la depigmentación y anoftalmia, o la elongación del cuerpo y apéndices, resultan ser adaptaciones adquiridas progresivamente al colonizar el medio hipógeo. Diversos ejemplos entre troglobios de zona templada pueden encontrarse en arácnidos, diplópodos, quilópodos y coleópteros. En zonas tropicales son muy frecuentes en crustáceos decápodos, isópodos, escorpiones, amblypigios, opiliones, blatodeos y peces (GALAN, 1995; CHAPMAN, 1986; GALAN & HERRERA, 2006).

El término troglomorfismo fue introducido por CHRISTIANSEN (1962) para designar aquellos caracteres fenotípicos que caracterizan la evolución troglobia y sirven para identificar a los organismos adaptados al ambiente profundo de las cuevas. Subsecuentemente el término fue extendido también a caracteres fisiológicos y comportamentales (SBORDONI, 1980; CULVER, 1982; HÜPPOP, 1985; PARZEFALL, 1986). En consecuencia, no se trata de caracteres absolutos, sino que su definición como tales requiere una adecuada comparación con los ancestros de sus respectivos linajes y con sus epígeos relativos. Es importante destacar que los caracteres troglomorfos, considerados aisladamente, no son exclusivos del ambiente cavernícola.

A los cambios que suponen incrementos y utilidad en el medio hipógeo, desde muy temprano se les ha reconocido un valor adaptativo, y tales caracteres son considerados el producto de un proceso constructivo, sujeto a una selección directa (CULVER & FONG, 1986). El valor adaptativo de los cambios que suponen reducciones estructurales es menos claro y ello ha conducido a numerosas polémicas. Más adelante retomaremos este punto y aclararemos las causas -múltiples- implicadas en los procesos de reducción. De momento, quisiéramos destacar la inexactitud de una idea que está fuertemente arraigada entre los bioespeleólogos: la visión de que la reducción o pérdida de estructuras es contraria o extraña al proceso evolutivo "normal". Esta será comentada en el siguiente apartado.

REDUCCIONES ESTRUCTURALES

Los caracteres morfológicos verdaderamente nuevos en el teatro evolutivo -aquellos para los cuales no encontramos rastros en un predecesor- son inusuales en la evolución zoológica. Muchos de aquellos que constituyen auténticos rompecabezas se originaron muy temprano en la evolución: los apéndices pares de los vertebrados y las alas de los insectos, por ejemplo. Más frecuentemente, caracteres distintivos pueden ser rastreados a través de estudios anatómicos o embriológicos en muy diferentes caracteres ancestrales. Por ejemplo, los huesos del oído medio de los mamíferos han sido modificados a partir de elementos de la mandíbula de los reptiles; éstos a su vez son homólogos a partes de los arcos de las agallas en los peces, y quizás a elementos de la cesta branquial de los agnathos. Tales transformaciones frecuentemente incluyen cambios en el número de elementos, en su tamaño, forma y posición, en su asociación con otras partes del cuerpo, y en el grado de diferenciación de elementos serialmente homólogos (elementos repetidos basados en el mismo plan de desarrollo).

Un órgano puede ser elaborado durante la evolución por un incremento en tamaño o en la complejidad de su forma, pero, igualmente, la reducción en tamaño o complejidad, e incluso la pérdida completa, es una tendencia común, probablemente la más simple tendencia común en la evolución morfológica. Por ejemplo, la historia del esqueleto de los vertebrados es en gran parte una historia de simplificación, que va desde los numerosos huesos del cráneo en los peces, a unos pocos en los mamíferos. La

reducción y pérdida es tan común que en sistemática filogenética frecuentemente se asume como una regla que la ausencia de un carácter es un estado derivado, en relación a su presencia. En otros casos la reducción es más aparente que real, debido a que muchos elementos ancestralmente separados pueden resultar fusionados durante el desarrollo. Esto es característico por ejemplo en muchas partes del esqueleto de las aves (Figura 2). También puede ocurrir que elementos embrionarios que están separados en un ancestro, fallan en separarse en un descendiente (FUTUYMA, 1986).

Los órganos serialmente homólogos, aquellos que son repetidos en un organismo individual, evolucionan en número, posición y grado de diferenciación de unos con respecto a otros. Su número parece depender de un patrón por el cual las células se diferencian o no en una clase particular de tejido (GOLDSCHMIDT, 1938; WADDINGTON, 1956; SONDEHI, 1963; WOLPERT, 1982). El número y el arreglo geométrico de los pétalos en una flor, de los dedos en un pie, o de las escamas en un reptil, dependen de mecanismos que dictan que las células se diferencien en ciertos sitios más que en otros. El número de elementos serialmente homólogos se puede incrementar durante la evolución, como ha sido el caso para el número de vértebras en las serpientes, o los segmentos del cuerpo en los Chilopoda; pero más frecuentemente se ha reducido. La reducción en el número de vértebras, arcos aórticos, dedos y dientes, es uno de los temas más comunes en la anatomía comparada de los vertebrados.

Entre las más importantes regularidades en evolución está la transformación de estructuras homogéneas serialmente homólogas de un ancestro, en estructuras diversas sirviendo para diversas funciones en un descendiente. Como ejemplo, mientras que los apéndices de los *Trilobites* eran bastante homogéneos en su forma, la radiación adaptativa de los Crustacea y otros artrópodos es ampliamente una consecuencia de la diferenciación de los apéndices en piezas bucales y órganos locomotores y reproductivos. La diferenciación de estructuras serialmente homólogas frecuentemente sigue o acompaña una transición evolutiva que va desde un número indeterminado a otro determinado: los dientes altamente diferenciados de los mamíferos son virtualmente fijos en número en cada especie, mientras que los dientes de muchos reptiles son más numerosos, variables en número y poco diferenciados.

PROCESOS DE ALOMETRÍA Y HETEROCRONÍA

Gran parte de la evolución morfológica puede ser descrita en términos de cambios en la forma de uno o más elementos individuales. Por ejemplo, la elongación de las falanges "produce" la forma del ala de los murciélagos, mientras que un incremento en la longitud y grosor del dedo central (en relación a los laterales) describe una de las tendencias mayores en la evolución de los caballos; la estilización del cuerpo y la elongación de los apéndices es característica en la evolución de los troglobios. Casi todos los cambios de forma de este tipo pueden ser expresados matemáticamente como un cambio en la duración o tasa de crecimiento de una dimensión o de una parte del cuerpo en relación a otras. Las tasas diferenciales de crecimiento de las diferentes dimensiones de un organismo han sido denominadas *crecimiento alométrico*. La expresión más común del crecimiento alométrico es: $y = b x^a$, donde y y x son dos medidas tomadas sobre cierto número de ejemplares (HUXLEY, 1932). Por ejemplo, y y x pueden referirse a la longitud y anchura de un apéndice, o al peso del cerebro y al peso del cuerpo, respectivamente. Esta ecuación alométrica tiene la forma de una línea recta si es dibujada sobre ejes logarítmicos o si es transformada en la relación: $\log y = \log b + a \log x$. Así, la constante $\log b$ es el intercepto, y la constante a (el coeficiente alométrico) describe la pendiente de la relación. Si $a = 1$, entonces y es una proporción constante de x , y un incremento en x (como el tamaño del cuerpo) no implica cambio en la forma. Si a no es igual a 1, la forma cambia durante el desarrollo (Figura 3). La *alometría intraespecífica* puede ser descrita por datos ontogenéticos (medidas tomadas sobre individuos de diferentes edades) o datos "estáticos" (individuos de similar edad pero de diferentes tamaños). La *alometría interespecífica* (Figura 4) describe las diferencias, usualmente medidas en los adultos, entre diferentes especies. Por razones que no son totalmente entendidas, los coeficientes alométricos frecuentemente difieren entre estas tres relaciones (GOULD, 1966; RISK & ATCHLEY, 1985).

Muchas relaciones alométricas son adaptativas. P.ej., órganos como el intestino, cuya función es dependiente de la superficie, frecuentemente crecen más rápido que la masa corporal. La relación entre la superficie (área) del órgano y el volumen del cuerpo se mantiene constante sólo si a es aprox. = $3/2$, ya que el área del órgano se incrementa al cuadrado de su longitud y , mientras que el volumen (y el peso) del cuerpo se incrementa aproximadamente al cubo de la longitud del cuerpo x .

Dos caracteres alométricamente relacionados mostrarán una correlación genética si los genotipos varían en la forma (a) o en la edad a la cual detienen su crecimiento (a lo largo de una curva alométrica uniforme). Los coeficientes alométricos varían dentro de las poblaciones y esta variación tiene componentes tanto genéticos como ambientales (ATCHLEY & RUTLEDGE, 1980).

El cambio evolutivo en el tiempo de desarrollo de los caracteres de un organismo es llamado *heterocronía* (GOULD, 1977). Los cambios heterocrónicos pueden ser de varias clases (ALBERCH et al, 1979). Supongamos que en una forma ancestral, x representa el tamaño del cuerpo, y el tamaño de algún carácter, y que este carácter comienza a desarrollarse a la edad a y cesa su crecimiento a la edad b (Figura 5A). Durante este intervalo y y x crecen a las tasas K_y y K_x . Si el período de desarrollo del carácter y (p.ej. hasta el alcance de la madurez sexual) se extiende en una cierta cantidad de tiempo db durante su evolución, su tamaño al alcanzar la madurez se incrementará. El descendiente tendrá la misma forma (expresada por la relación y/x) que su ancestro si $a = 1$, pero tendrá una forma diferente (y más grande en relación a x) si $a > 1$ (Figura 5B). Durante su ontogenia, no obstante, el descendiente pasará a través de una etapa juvenil en la cual su forma se asemejará a la de la forma adulta de su ancestro: este es

el fenómeno de “recapitulación” que hizo famosa la frase de Haeckel “la ontogenia recapitula la filogenia”. ALBERCH et al. (1979) usan el término *hipermorfosis* para el proceso por el cual el desarrollo se extiende durante la evolución, y *peramorfosis* para su consecuencia morfológica, la forma más exagerada (y/x) del descendiente en comparación con su ancestro. Si, no obstante, el desarrollo se ve truncado durante la evolución por una temprana maduración (a la edad bdb), el descendiente adulto será más pequeño y el carácter y estará menos desarrollado (Figura 5C). La expresión morfológica de este proceso llamado *progénesis* es la *paedomorfosis*: un organismo adulto con caracteres típicos del estadio juvenil de su ancestro. Esta es una “recapitulación inversa”, lo opuesto al dictado de Haeckel.

Supongamos ahora que el período de crecimiento (desde a hasta b) permanece sin cambios, pero que el coeficiente alométrico a se incrementa (por un incremento de Ky en relación a Kx). Parecido a la hipermorfosis, este proceso de “aceleración” resulta de nuevo en *peramorfosis*: la forma del descendiente es exagerada en relación a la forma ancestral (Figura 5D). Inversamente, si Ky decrece, el descendiente alcanza el mismo tamaño adulto que su ancestro, pero el carácter y tiene una relativa condición juvenil (Figura 5E). Este proceso evolutivo es denominado *neotenia*; parecido a la progénesis, su resultado es la *paedomorfosis*. La Tabla 1 resume estos fenómenos.

Tabla 1. Procesos y resultados de heterocronía.

Parámetro de control	Cambio evolutivo	Proceso	Expresión morfológica
Tasa de crecimiento Kx	+ d Kx	Gigantismo proporcional	Peramorfosis
Tasa de crecimiento Kx	- d Kx	Enanismo proporcional	Paedomorfosis
Tasa de crecimiento Ky	+ d Ky	Aceleración	Peramorfosis
Tasa de crecimiento Ky	- d Ky	Neotenia	Paedomorfosis
Edad b e incremento	+ d b	Hipermorfosis	Peramorfosis
Edad b e incremento	- d b	Progénesis	Paedomorfosis
Edad a e incremento	+ d a	Postdesplazamiento	Paedomorfosis
Edad a e incremento	- d a	Predesplazamiento	Peramorfosis

La expresión matemática de estos cambios es en realidad una descripción simplificada de cambios biológicos más complejos, ya que la simple medida de la forma sólo ilustra de un aspecto del proceso. De modo algo más elaborado, puede decirse que la *paedomorfosis* consiste en el mantenimiento de caracteres juveniles de las formas ancestrales en el estado adulto y puede afectar a órganos aislados o a la totalidad del organismo. Las tendencias paedomórficas están ampliamente extendidas entre los cavernícolas y han sido señaladas por numerosos autores en los más diversos grupos zoológicos. En muchos casos estos caracteres juveniles son adquiridos a través de *neotenia*, la cual consiste en un retardo del desarrollo somático de uno o varios caracteres de modo que cuando la capacidad reproductiva es alcanzada el organismo aún retiene en esos caracteres la morfología de una fase juvenil.

Casos neoténicos en cavernícolas han sido señalados desde fechas tempranas, particularmente en urodelos, peces e insectos (Ver Lámina 1). Las salamandras cavernícolas *Proteus anguinus*, *Typhlomolge rathbuni* y *Gyrinophilus subterraneus*, p.ej., mantienen branquias -un carácter juvenil- en el estado adulto (VANDEL, 1965; BRANDON, 1971; BESHARSE & HOLSINGER, 1977). El pez cavernícola *Speoplatyrhinus poulsoni* comparte con las formas juveniles de *Typhlichthys subterraneus* caracteres tales como el tamaño corporal (POULSON, 1963). El ortóptero cixiido *Oliarius polyphemus* parece haber evolucionado de un ancestro similar a *O.inaequalis* por retención de caracteres ninfales en el estado adulto, los cuales resultan ventajosos para desenvolverse en el hábitat subterráneo (HOWARTH, 1986). La *neotenia* puede así estar envuelta en la adquisición de algunos caracteres o incluso en una divergencia rápida y global de la nueva forma cavernícola.

Pero no todos los caracteres de las formas neoténicas retienen el estado juvenil (TOMPKINS, 1978); la evolución es un mosaico, incluso cuando ésta ocurre por neotenia. En salamandras, por ejemplo, muchos linajes neoténicos (tal como *Amphiuma*; Figura 6) han evolucionado caracteres adicionales especie-específicos que no son la consecuencia de neotenia.

Los caracteres externos de la flor *Delphinium nudicaule*, la cual se ha adaptado a la polinización por colibríes, ilustra claramente la evolución en mosaico. Globalmente la flor se asemeja al capullo de una especie ancestral polinizada por abejas, y por tanto es paedomórfica; pero el pétalo portador de néctar se desarrolla más rápidamente y alcanza una condición peramórfica (GUERRANT, 1982). Ambas, paedomorfosis y peramorfosis, son evidentes en la misma flor.

En cavernícolas acuáticos además de paedomorfosis es frecuente lo que se ha dado en llamar progénesis. En este caso, además de la similitud con las etapas larvianas o juveniles ancestrales, el desarrollo somático y el crecimiento son interrumpidos por la precoz adquisición de la madurez sexual, dando por resultado un tamaño diminuto en los adultos (SCHMINKE, 1981; WESTHEIDE, 1987). La gran cantidad de formas progenésicas en el medio intersticial es un ejemplo de paralelismo y convergencia comparable al troglomorfismo entre cavernícolas (DANIELOPOL & BONADUCE, 1990). Grupos totalmente intersticiales, como crustáceos Mystacocarida y Thermosbaenacea, sin representantes epígeos actuales, tienen un origen progenésico (COINEAU &

BOUTIN, 1989). Igualmente ha sido sugerido un origen progenésico para muy diversos crustáceos parásitos. Algunas especies de salamandras muy pequeñas tienen caracteres semejantes a los de las formas juveniles de grandes especies relacionadas; por ejemplo, muchos elementos del esqueleto están ausentes o no totalmente osificados (ALBERCH & ALBERCH, 1981; HANKEN, 1984). En estos casos, la progénesis tiene un amplio efecto en el organismo y afecta a la forma de numerosos caracteres.

El pequeño tamaño de las formas intersticiales constituye una adaptación positivamente seleccionada por este habitat y normalmente ocurre en sympatría, bien sea a partir de alguna fase larvaria intersticial de ancestros con desarrollo meroplanctónico, o a partir de la forma adulta de ancestros epibénticos que ya eran progenésicos.

La paedomorfosis y neotenia en cavernícolas es un fenómeno frecuente, no restringido a especies procedentes del intersticial, e implica cambios rápidos y especiación sympátrica asociados a la adaptación al ambiente cavernícola. Ejemplos neoténicos en cavernícolas son comunes en opiliones, insectos, salamandras y peces. En fauna cavernícola stygobia, cuyos ancestros proceden del intersticial, la evolución cavernícola trae consigo nuevos cambios seleccionados por el ambiente: la tendencia progenésica a adquirir un tamaño diminuto o formas extraordinariamente adelgazadas, aptas para desplazarse entre los granos de sedimento, se invierte; en comparación con sus más próximos relativos los cavernícolas stygobios tienden al gigantismo y a una marcada estrategia de la K, en concordancia con el mayor volumen de los espacios en cavernas y la creciente adversidad del habitat. Un claro ejemplo lo suministran isópodos Cirolanidae y Stenasellidae, y anfípodos Niphargidae e Hyalellidae.

Muchos autores han sugerido que algunos grupos mayores de animales se han formado a partir de ancestros neoténicos o progenésicos. Por ejemplo, caracteres asociados con la falta de vuelo en algunas aves, como las avestruces y los rascones, tienen una condición juvenil; los insectos se han formado a partir de una condición larval hexápoda presente en ancestros similares a los Chilopoda; los cordados pueden haber evolucionado a partir de larvas de tunicados con aspecto de renacuajo. Los seres humanos retienen en el estado adulto caracteres juveniles de los simios (p.ej., la cara corta y el cráneo relativamente grande), y han sido citados muchas veces como ejemplos de neotenia (GOULD, 1977).

Las consecuencias de cambios evolutivos en el tamaño del cuerpo son algunas veces espectaculares. Por ejemplo, en la forma extinta *Megalocerus giganteus* (la más grande especie de ciervo que ha existido), el crecimiento alométrico tiene por resultado unos cuernos monstruosamente grandes (GOULD, 1977), lo que constituye un ejemplo de hiper morfosis, pero sin utilidad aparente para el organismo. En pseudoscorpiones cavernícolas, como *Neobisium*, el incremento en el tamaño del cuerpo va acompañado de un exagerado desarrollo de los pedipalpos (ver Lámina 1); la hiper morfosis en este caso tiene un claro valor adaptativo.

Conviene destacar que los cambios alométricos no son sencillos, o pueden admitir más de una explicación, y, usualmente, no afectan a un único carácter del organismo, sino que actúan en mosaico y de modo variable sobre un conjunto de caracteres. El carácter u órgano hipertrofiado (en relación al tamaño del cuerpo) puede ocurrir por un retardo en el alcance de la madurez sexual si el coeficiente alométrico es mayor que 1 (es el ejemplo de hiper morfosis en la Figura 5A); puede llegarse al mismo resultado por un incremento en la tasa de crecimiento K_y , sin variar la edad a la que cesa el crecimiento (es el caso de aceleración, Figura 5C); y puede también alcanzarse igual resultado, aunque el coeficiente alométrico sea igual o menor que 1, si la aceleración es acentuada. Es decir, que el mismo resultado admite distintas descripciones teóricas y es habitual además que se desconozcan los valores alométricos ancestrales. La descripción de un proceso en términos alométricos, en consecuencia, se efectúa más bien por comparación (alometría interespecífica) con los taxa más próximos. MAGNIEZ (1985) ha mostrado que el cambio en Stenasellidae troglobios afecta al tamaño y forma del cuerpo (gigantismo), a la forma de los exopoditos de los pleópodos y al número de espinas en los dactilopodios de los pereiópodos; la comparación entre formas intersticiales y cavernícolas revela que los cambios (o las diferencias) son graduales y ocurren por una progresiva reducción en la expresión de la estructura de un dado órgano, o como una retardo ontogenético en la aparición de otro órgano. Es decir, que muchos procesos alométricos no sustentan la idea de una mutación que modifica una tasa de crecimiento constante; el cambio ocurre por una pérdida de funcionamiento de mecanismos genéticos que controlan la expresión estructural responsable de la edificación de los órganos, la cual actúa durante la ontogénesis. De modo similar puede decirse que los cambios neoténicos involucran procesos de expresión, cuyo resultado es observable de modo comparado (existe similaridad entre el carácter neoténico adulto y su fase juvenil o embrionaria en otros taxa); sin embargo, el decrecimiento de K_y en relación a K_x (y la relativa condición juvenil del carácter y pero no del carácter x , Figura 5D) no es "explicada" sino simplemente descrita. Las "causas" deben buscarse en los mecanismos fisiológicos y genéticos que controlan la expresión diferencial. Este punto será tratado en el siguiente apartado. De modo preliminar, queremos destacar aquí que los cambios implicados en el troglomorfismo involucran la evolución en mosaico de diferentes caracteres, actuando distintos procesos alométricos y heterocrónicos de modo combinado. Su resultado en el fenotipo de los troglobios es, en la mayoría de las ocasiones, una expresión combinada de paedomorfosis y peramorfosis.

PATRONES DE DESARROLLO E INTEGRACION DEL DESARROLLO

Las descripciones genéticas de diferencias fenotípicas y los modelos matemáticos de cambios en la forma, tal como los modelos de crecimiento alométrico, proveen un cuadro algo abstracto de los cambios que ocurren en los procesos de desarrollo que están implicados en evolución. No obstante, útiles como son, estas descripciones abstractas no nos dicen nada sobre los mecanismos por medio de los cuales los cambios en el DNA son trasladados a cambios en morfología. No tenemos idea p.ej. de

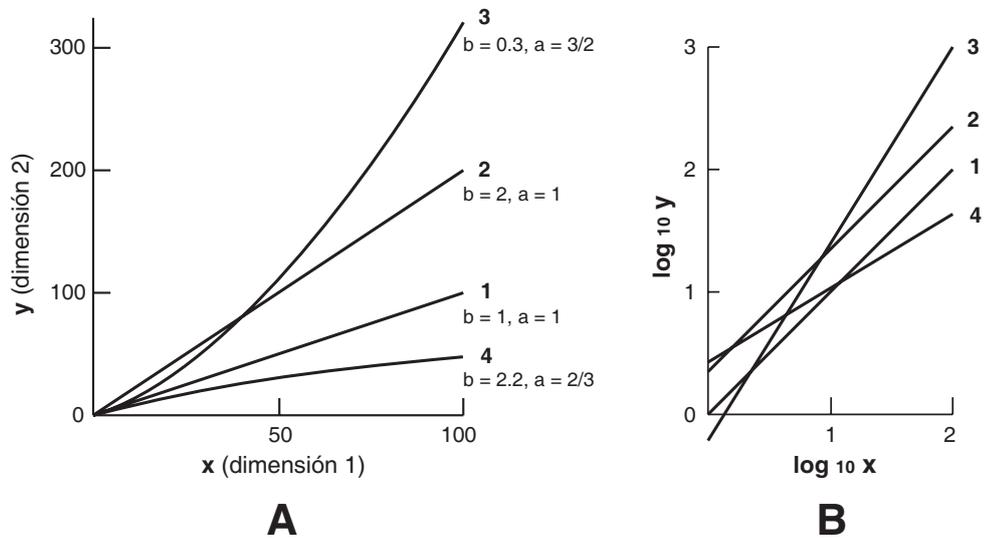


Figura 3. Crecimiento alométrico. (A) Trazado aritmético de dos longitudes, x e y , de dos estructuras o dimensiones. Las curvas 1 y 2 muestran crecimiento isométrico ($a = 1$); en la curva 1, la dimensión 2 iguala a la dimensión 1 ($b = 1$, $a = 1$); en la curva 2, la dimensión 2 es el doble de grande ($b = 2$) que en la curva 1. Las curvas 3 y 4 muestran alometría positiva ($a > 1$) y negativa ($a < 1$), respectivamente. (B) Trazado logarítmico de las mismas curvas. Las curvas 1 y 2 tienen pendiente 1, pero difieren en el intercepto. En la curva 3 la pendiente es más grande que 1, y en la curva 4 es menor que 1.

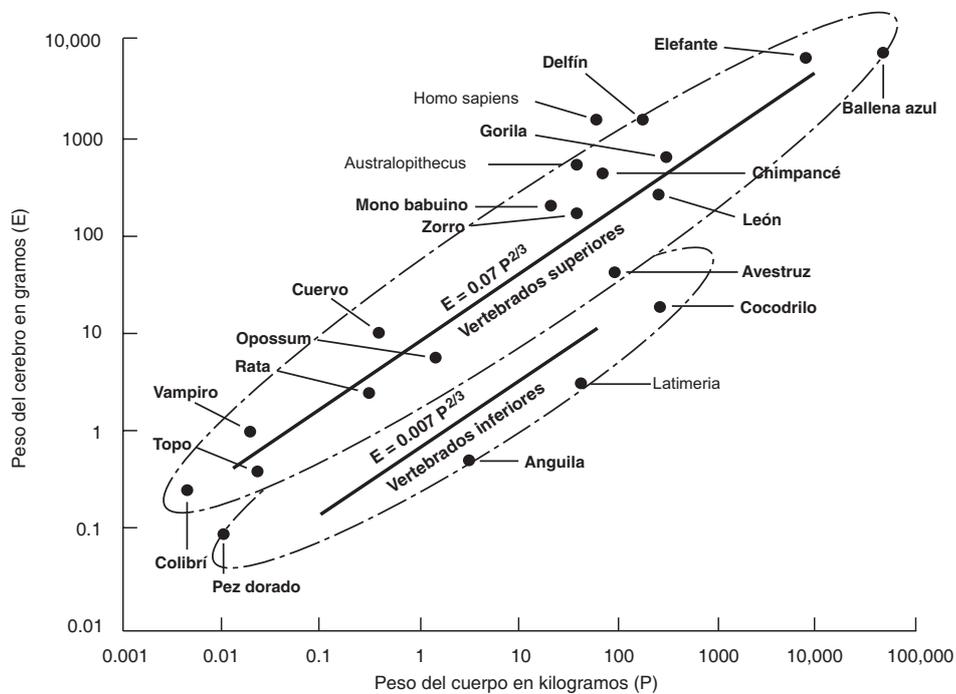


Figura 4. Alometría interespecífica, ilustrada por la relación entre el peso del cerebro y el peso del cuerpo en los vertebrados. Los ejes son logarítmicos, ya que las especies grandes tienen relativamente grandes cerebros. Los cerebros de los endotermos ("vertebrados superiores") son 10 veces más grandes que los de los ectotermos de tamaño comparable. (Fuente: JERISON, 1973; modificado).

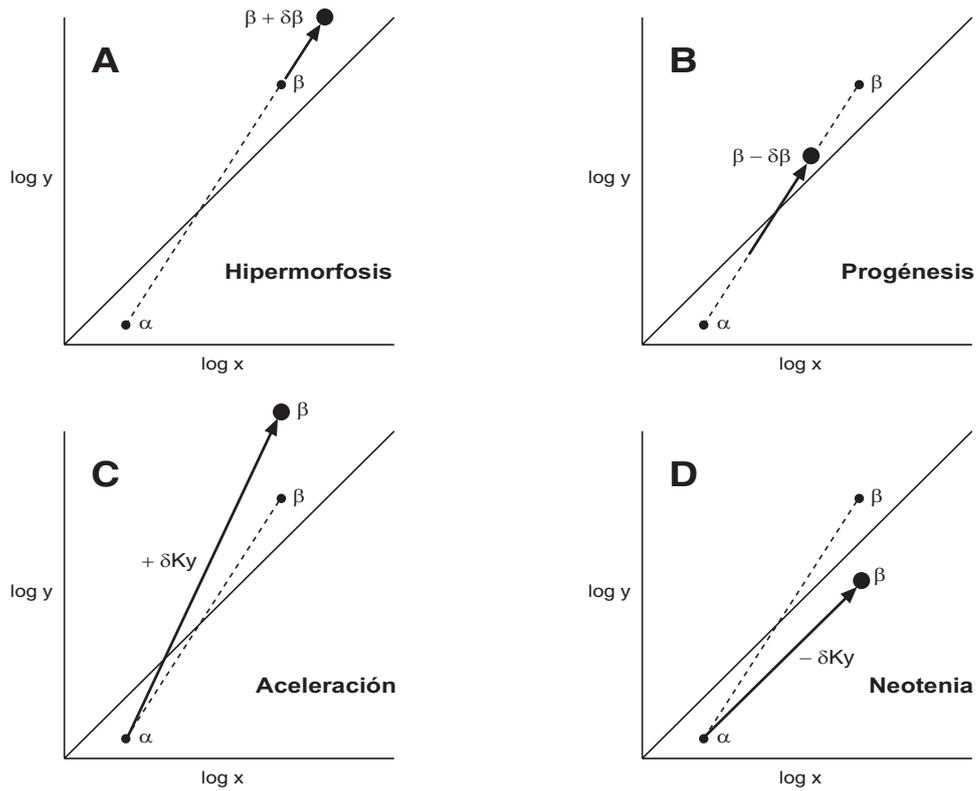


Figura 5. Diagramas de algunas formas de heterocronía. La línea de trazos representa la trayectoria ancestral del cambio ontogenético, expresando el crecimiento de dos estructuras, con valores x é y , dibujados sobre ejes logarítmicos. La pendiente excede de 1 (línea sólida), por lo cual representa alometría positiva. El crecimiento procede de la edad a a la edad b . (A) **Hipermorfosis**: la extensión del desarrollo de la edad b á $b + db$ resulta en peramorfosis, en este caso una mayor relación y/x en la madurez. (B) **Progénesis**: el desarrollo cesa a la edad $b - db$, conduciendo a una morfología juvenil en la madurez (paedomorfosis). (C) **Aceleración** de la tasa de desarrollo de y (p.ej. incrementando a), lo que conduce a peramorfosis. (D) Por **Neotenia**, un decrecimiento de la tasa de desarrollo de y en relación a x , conduce a una condición juvenil (paedomorfosis) del carácter y , pero no del carácter x , en el estado adulto.

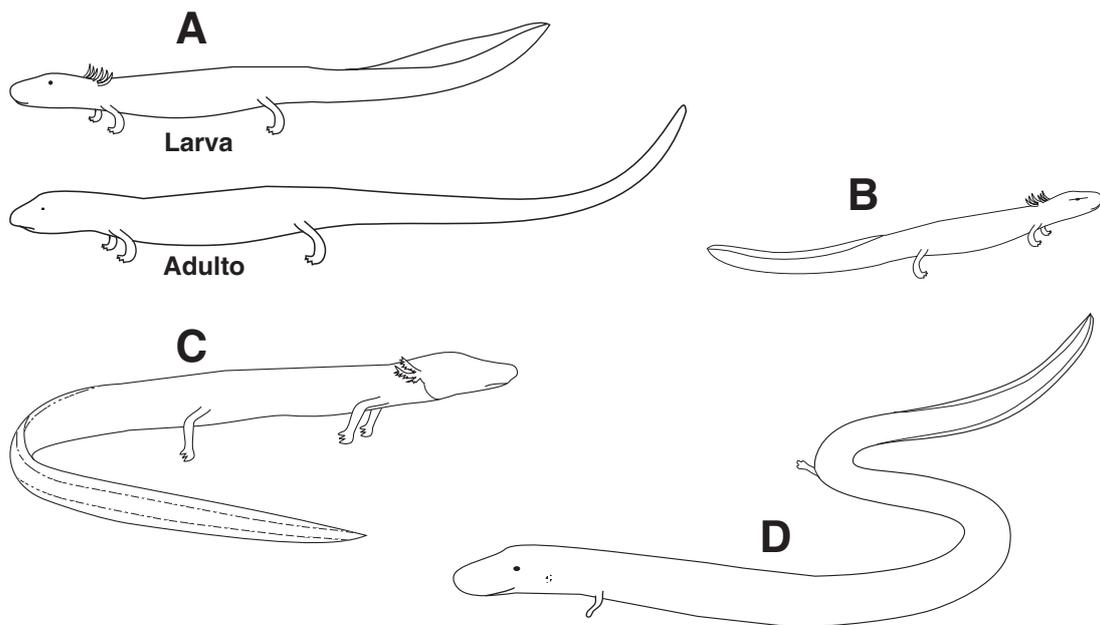


Figura 6. Neotenia en salamandras. (A) Larva y adulto no-neoténico de *Typhlotriton spelaeus*. (B) Adulto de *Eurycea neotenes*, con agallas, como la larva de *Typhlotriton*. (C) Un derivado de *Eurycea* altamente modificado y neoténico, la salamandra de cueva *Typhlomolge rathbuni*. (D) Una forma neoténica no-relacionada, *Amphiuma means*, en la cual las agallas son retenidas en el estado adulto, pero son internas. (Fuente: CONANT, 1958; y NOBLE, 1931; modificado).

qué podría hacer a nivel molecular o a nivel celular que *Drosophila melanogaster* se transformara en *D.simulans*, un pseudoescorpión epígeo *Obisium* en un troglobio *Neobisium*, y mucho menos un ancestro aneloideo en un artrópodo. De toda la Biología, los mecanismos de desarrollo son el área de mayor ignorancia, aunque ellos son la pieza central en todas las grandes cuestiones de la evolución. ¿Qué hace que algunos caracteres sean más variables que otros? ¿Qué determina que algunas mutaciones inicien cambios evolutivos importantes, mientras que otras tienen efectos deletéreos? Estas preguntas de la biología del desarrollo son centrales al problema de qué ocasiona que algunos caracteres puedan evolucionar más rápidamente que otros.

Los mecanismos por los cuales algunos genes ejercen sus efectos morfológicos son conocidos, pero prácticamente sólo en el caso de mutaciones simples y drásticas; raramente un genetista será capaz de determinar el mecanismo a través del cual una diferencia génica entre especies relacionadas causa sus diferencias morfológicas (FUTUYMA, 1986). Similarmente, pocos estudios de embriología experimental describen los mecanismos que causan diferencias entre especies relacionadas.

LA BASE GENÉTICA Y LA BASE DEL DESARROLLO EN LA EVOLUCIÓN MORFOLÓGICA

Al preguntar qué cambios genéticos causan cambios evolutivos en la morfología, conviene primero establecer algunas respuestas simples. Los cambios en la cantidad de DNA, p.ej., tienen poco valor predictivo. Especies cercanamente relacionadas pueden diferir acentuadamente en el tamaño del genoma, y la cantidad de DNA tiene poca relación con la complejidad morfológica o con la edad de origen de un grupo. Los cambios morfológicos generalmente no son causados por cambios en la estructura de los cromosomas. Algunos ejemplos de efectos de posición son conocidos; por ejemplo, algunos genes en *Drosophila* cesan de funcionar cuando ellos son desplazados por una inversión cromosómica a una región heterocromática. Pero, la inmensa mayoría de las alteraciones estructurales en los cromosomas no tienen efectos fenotípicos evidentes, y especies similares frecuentemente difieren mucho en la configuración de sus cromosomas.

El cambio morfológico raramente involucra la evolución de enzimas o proteínas enteramente nuevas. Más aún, los tipos de células histológicamente reconocibles son altamente conservativos en evolución (GERHART et al., 1982). Más bien, gran parte de la evolución morfológica parece consistir en cambios en la organización espacial de los distintos tipos de células en el organismo en desarrollo, en el tiempo al cual los tipos de células y tejidos se diferencian, y en la forma geométrica de los tejidos y órganos.

El fenotipo en cualquier estado de su ontogenia es la consecuencia de interacciones entre tejidos y células, y entre el organismo y factores físicos; la tensión física de la contracción muscular p.ej. es necesaria para el desarrollo y mantenimiento de la forma normal de un hueso. Más aún, cada etapa en el desarrollo depende de condiciones de desarrollo previas. Incluso en las más tempranas etapas, la diferenciación en muchos embriones depende de la organización espacial de factores en el citoplasma del huevo, los cuales son establecidos durante la ovogénesis; estos factores aparentemente incluyen miles de diferentes secuencias de RNAs mensajeros maternos y también incluyen a la matriz citoesquelética que organiza su localización (RAFF & KAUFMAN, 1983). Consecuentemente el citoplasma del huevo es tan crucial para fundar el desarrollo de un embrión como lo es el genoma del embrión. Pero este fundamento citoplasmático está así mismo bajo control genético. P.ej., el polimorfismo de un gen nuclear determina la dirección de enrollamiento en el caracol *Lymnaea peregra*, pero el gen actúa alterando el citoplasma del huevo, que a su vez determina la dirección de clivaje; así, el enrollamiento de la progenie está enteramente determinado por el genotipo materno (es un efecto materno).

En último término, todos los eventos del desarrollo pueden ser alterados por cambios en los genes y, en este sentido, son causados por los genes. Pero el desarrollo es *epigenético*: éste depende de eventos previos de desarrollo que no pueden ser entendidos meramente en términos de acción primaria de los genes.

DIFERENCIACIÓN DE CÉLULAS Y TEJIDOS

Algunos genes, como aquellos que codifican las inmunoglobulinas en los mamíferos, experimentan rearrreglos en diferentes células somáticas, y esto influye la diferenciación celular. Gran parte del genoma nuclear, no obstante, es homogéneo en todo el soma y la citodiferenciación ocurre por medio de la expresión diferencial de los genes en respuesta a señales, presumiblemente de naturaleza química. Algunas de estas señales son hormonas; p.ej., muchos tejidos de los anfibios experimentan cambios metamórficos en respuesta a un incremento en la concentración de tiroxina. La tiroxina es producida en la glándula tiroidea en respuesta a la descarga de tirotrópina por la pituitaria, la cual a su vez es estimulada por la descarga en el hipotálamo del cerebro de una hormona inductora de la producción de tirotrópina. En algunos anfibios que han evolucionado recientemente por neotenia, tal como el axolote *Ambystoma mexicanum*, las glándulas tiroideas y pituitaria pueden funcionar normalmente, y la metamorfosis puede ser inducida por inyección de tiroxina. Así, la neotenia ha evolucionado a través de un cese en el mecanismo de descarga hipotalámico. Pero el tratamiento con tiroxina no induce la metamorfosis en otras salamandras que tienen una historia evolutiva neoténica más antigua (Figura 6), en las cuales los tejidos han perdido la habilidad de responder a la tiroxina (DENT, 1968). La base genética y molecular de estos cambios en competencia no es conocida.

La diferenciación de tejidos frecuentemente depende de la inducción por los tejidos vecinos, presumiblemente a través de la difusión de señales químicas (aunque en muchas instancias se desconoce la identidad de las sustancias químicas, los mecanismos involucrados en su producción, y los mecanismos de respuesta). P.ej., las lentes del ojo de los vertebrados se desarrollan bajo sucesivas influencias inductoras del endodermo, centro del mesodermo, y del globo óptico en desarrollo (RAFF & KAUFMAN, 1983). El globo óptico por sí mismo se desarrolla en respuesta a la inducción por el mesodermo precordial durante la gastrulación. En un mutante sin ojos del axolote, el globo óptico falla en desarrollarse debido a que es incapaz de responder al inductor mesodermal. En algunas poblaciones cavernícolas del pez charácido mexicano *Astyanax mexicanus*, los ojos son degenerados debido a una genéticamente reducida capacidad del globo óptico de inducir el desarrollo de lentes (CAHN, 1959). En ésta como en muchas otras instancias, es posible explicar un evento evolutivo que resulta de la pérdida de un mecanismo de desarrollo (tal como la falla para producir o responder a una influencia inductora); es más difícil entender cómo evolucionó previamente el sistema de desarrollo ancestral.

MORFOGÉNESIS Y FORMACIÓN DE PATRONES

La adquisición de la forma de un órgano, en el conjunto del organismo, es denominada *morfogénesis*. La morfogénesis y la diferenciación de tejidos, juntas, determinan la estructura: la citodiferenciación del primordium de una pata resulta en hueso, músculos y otros tejidos, mientras que los factores que gobiernan la morfogénesis determinan la forma y tamaño del apéndice. Varios mecanismos están involucrados en la morfogénesis (WESSELS, 1982). Algunas estructuras son formadas por la migración de células individuales; los melanocitos (células pigmentarias) de los vertebrados, p.ej., son derivados de la cresta neural. El tamaño y forma de las estructuras formadas a partir de masas de células mesenquimáticas puede ser influido por la tasa y duración de la mitosis, por la orientación espacial de la mitosis, y por la densidad del empaquetamiento celular. Alguno o todos estos factores pueden influir en el crecimiento alométrico, pero existe muy poca información sobre estos aspectos.

Entre los más importantes factores de desarrollo en la evolución zoológica están aquellos que determinan el número y arreglo espacial de las estructuras, tal como el número de artejos en una antena, la disposición de los apéndices en determinadas partes del cuerpo, o la distribución de sedas en el cuerpo de los artrópodos. Estos patrones implican mecanismos por medio de los cuales la citodiferenciación y morfogénesis ocurren en ciertos lugares más que en otros. Las diferencias en el patrón espacial de la mitosis, pueden por ejemplo determinar el grado o el modo en que determinados elementos y artejos resultan fusionados o no, un carácter que diferencia a muchos géneros de arácnidos y crustáceos.

Muy pronto en la historia de la embriología experimental, fue desarrollado el concepto de *gradientes de sustancias inductoras*. P.ej., las células del borde posterior del ala en desarrollo de un pollo inducen el desarrollo de tres dedos (II, III y IV), los cuales no se diferencian si el borde posterior es removido. Si el tejido posterior del ala es engrapado sobre el borde anterior, una imagen-espejo es formada en esta extremidad, con la secuencia de dedos IV, III, II, III, IV. Esto es interpretado como que los dedos sucesivos anteriores se desarrollan en respuesta a concentraciones sucesivamente más bajas de alguna sustancia producida por la región posterior. WOLPERT (1982) sugiere que las células ganan *información posicional* del gradiente de concentración, y que se diferencian en base a su posición. Los cambios evolutivos en patrones, entonces, se producirían a través de cambios genéticos en las respuestas celulares a su posición.

Alternativamente, la evolución puede ocurrir por alteración del gradiente de concentración. En este caso, la sustancia inductora forma un *prepatrón* (STERN, 1968), del cual el patrón último de las estructuras es una respuesta. El tarso de una hembra de *Drosophila*, p.ej., tiene un prepatrón subyacente para el desarrollo de una comba masculina (una densa mancha de pelitos modificados), ya que si las células epidérmicas del macho son puestas sobre el tarso de una hembra, producen el desarrollo de dicha comba masculina, aunque la situación ordinaria es que ésta no se forma en el tarso de las hembras.

Algunos prepatrones complejos pueden, teóricamente, ser generados simplemente. El matemático Alan TURING (1952) mostró que si dos sustancias que reaccionan, para dar una sustancia inductora, se difunden a través de un área (o "campo"), la reacción puede generar una *onda patrón* en la concentración del inductor. El patrón dependerá del tamaño y forma del campo, de las tasas de difusión de los precursores, y de la cinética de su reacción. Cambios en el arreglo de la onda patrón o en la concentración total del inductor pueden entonces cambiar el patrón de las estructuras que se desarrollan en respuesta al inductor (Figura 7). SONDHI (1963) invoca este modelo para explicar las alteraciones en el patrón de sedas en la cabeza de *Drosophila* seleccionadas por su alto número de sedas. Las nuevas sedas aparecen consistentemente en posiciones específicas (Figura 8), como si la selección ocurriera debido a la concentración de un inductor que está presente con un patrón específico en el tipo salvaje de estas moscas pero que es insuficiente para inducir la formación de sedas en determinadas posiciones. En algunos stocks todos los grupos de sedas eran derivados a nuevos sitios, como si el prepatrón hubiese derivado según el modelo de Turing. Un aspecto interesante del trabajo de Sondhi es que ciertos patrones nuevos, a pesar de que nunca han sido observados en drosophilidos normales, se asemejan mucho a otros que están presentes en otras familias de moscas (Figura 8).

La teoría de Turing ha sido extendida matemáticamente por MURRAY (1981) a un modelo de coloración en los mamíferos. Suponiendo que la melanina sea formada por una reacción química de la clase propuesta por Turing, Murray predice que debería desarrollarse una pigmentación uniforme tanto si el campo fuera muy pequeño o muy grande, como si el prepatrón fuera formado

muy pronto o muy tarde en su desarrollo. Por encima de un tamaño de campo mínimo, se desarrolla un patrón unidimensional de rayas; a medida que el tamaño de campo se incrementa, emergerá un patrón bidimensional de motas. Así, sobre una superficie con forma cilíndrica, tal como una pata o una cola, las manchas o motas podrán desarrollarse en la extensa área basal, más gruesa, pero sólo se desarrollarán bandas cerca del extremo, más delgado, patrón éste que es observado en la coloración de muchos mamíferos. La teoría de Murray sugiere que no podrían existir mamíferos a rayas con colas moteadas.

CONSERVATISMO E INTEGRACIÓN DEL DESARROLLO

Alteraciones atávicas, o “retrocesos” hacia la forma ancestral, pueden ocurrir por mutaciones o por anomalías del desarrollo no-genéticas, que pueden ser inducidas experimentalmente (HALL, 1984). Las ballenas ocasionalmente presentan extremidades posteriores rudimentarias, y los caballos a veces desarrollan dedos laterales. En las aves, la fíbula ordinariamente se desarrolla sólo como una pequeña punta, mientras que la tibia, fusionada con los huesos tarsales, forma el hueso más grande de la pierna del pollo. HAMPE (1960) mostró que cuando se inserta una delgada lámina de mica entre la tibia y la fíbula en desarrollo del pollo, la fíbula crece a la misma longitud que la tibia. La fíbula ampliada induce que los huesos tarsales se desarrollen separadamente de la tibia, produciendo un patrón muy similar al de *Archaeopteryx* (Figura 9).

Las anomalías atávicas ponen en evidencia que algunos mecanismos de desarrollo son altamente conservativos en evolución. La embriología experimental ha suministrado muchos ejemplos de este conservatismo. P.ej. la dermis de los vertebrados induce la diferenciación de estructuras epidérmicas. La epidermis embrionaria de un lagarto, cuando se inserta en la dermis de un ratón, desarrolla escamas con un patrón típico de los pelos de un ratón (DHOUILLY, 1973); la “señal” de la dermis es conservativa y permite provocar una respuesta atravesando la línea entre clases zoológicas distintas. En los vertebrados dentados, los dientes se forman de la epidermis en respuesta a la inducción por la mandíbula mesodérmica. KOLLAR & FISHER (1980) reportan que el epitelio de la mandíbula de los embriones de pollo desarrolla dientes si es colocado en la mandíbula mesodérmica de un ratón, un ejemplo sorprendente de conservación de una respuesta a la inducción la cual no ha sido expresada durante más de 80 millones de años.

Algunos mecanismos de desarrollo, entonces, retienen su integridad incluso si ellos no han sido expresados fenotípicamente durante millones de años. El genoma retiene además una latente capacidad fenotípica que puede ser expresada por retrocesos evolutivos. Se puede entender en algunas instancias por qué estructuras que aparecen en el embrión, son perdidas más tarde, ya que ellas sirven para funciones de desarrollo críticas; p.ej., la notocorda de los vertebrados, a pesar de que ya no sirve para su función original de soporte estructural, hace su aparición temporal porque ella induce el desarrollo del sistema nervioso. Los mecanismos críticos de desarrollo, en consecuencia, no están libres para evolucionar rápidamente.

Por otra parte, la forma puede ser más conservativa que la vía de desarrollo utilizada para alcanzarla. P.ej., los dedos son formados por muerte celular en las regiones interdigitales de los amniotas, pero ocurren por división celular en los puntos de crecimiento digital en los anfibios. La mayoría de los alelos que afectan a un carácter poligénico pueden cambiar su frecuencia por deriva genética, a pesar de que el carácter es mantenido constante por selección estabilizadora; por tanto, una vía de desarrollo puede evolucionar mientras que la forma de su producto es retenida. El citoesqueleto del protozoo ciliado *Tetrahymena* es constante en su forma entre las especies del género, pero las proteínas de las cuales se compone difieren grandemente de unas a otras especies (WILLIAMS, 1984). Muchas de las partes de un organismo, entonces, están tan integradas que su forma retiene una identidad a través del tiempo evolutivo, a pesar de los cambios en su constitución molecular y en sus vías de desarrollo.

El troglomorfo en cavernícolas de distintos grupos zoológicos puede entonces ser visto como la iteración de procesos similares (alométricos, heterocrónicos, neoténicos, de reducción de estructuras en unos casos, de “retrocesos” atávicos en otros) actuando en mosaico para producir estructuras que, en su conjunto, resultan funcionalmente ventajosas en el medio subterráneo. Ello es posible porque el genoma de diferentes organismos retiene un gran almacén latente común, que permite “disparar” o “bloquear” mecanismos de desarrollo (que controlan la expresión estructural responsable de la edificación de los órganos) -en respuesta a las condiciones ambientales-, lo que da por resultado el fenotipo troglomorfo. Los caracteres implicados no son entonces controlados por unos pocos genes actuando de modo independiente, sino que están fuertemente integrados a mecanismos y vías de desarrollo bajo control genético.

Otro aspecto del desarrollo es aquel que abarca constricciones o discontinuidades. En la mayoría de los casos las discontinuidades entre taxa superiores son la simple consecuencia histórica de extinciones. La divergencia filogenética entre diferentes linajes a partir de un ancestro común produce también discontinuidad; por ejemplo, nunca ha habido un intermedio entre el caballo moderno y los rinocerontes modernos. Inversamente, los caracteres son correlacionados entre especies distintas porque éstas poseen un ancestro común (RAUP & GOULD, 1974). Discontinuidades menores son debidas a la adaptación diferencial al ambiente: picos discretos en el relieve adaptativo; pero otras no son debidas a la selección ambiental sino a factores internos: las llamadas *constricciones de desarrollo* (ALBERCH, 1982; MAYNARD SMITH et al., 1985). Estas son, posiblemente, las menos conocidas. La genética de poblaciones describe el destino de variaciones una vez que se han formado, pero no predice cuáles variaciones serán formadas y cuáles no. La mayoría de las constricciones de desarrollo no son debidas a principios físicos ni a la acción de los genes, sino que son productos de la evolución y, por tanto, son históricamente contingentes.

El sistema de desarrollo puede haber sido canalizado diferencialmente en diferentes taxa, por lo que se pueden formar diferentes variaciones. Por ejemplo, la reducción de los dedos, un evento común en la evolución de los anfibios, usualmente entraña pérdida parcial de los dedos preaxiales en las ranas, mientras que en las salamandras implica una pérdida completa de los dedos postaxiales. Los dedos preaxiales de las salamandras son los primeros en diferenciarse durante la ontogenia, mientras que los dedos centrales y postaxiales se diferencian primero en las ranas. Cuando un inhibidor de la mitosis es aplicado a las extremidades en desarrollo (Figura 10), las falanges y dedos que fallan en diferenciarse son aquellos que se desarrollan en último lugar: los postaxiales en las salamandras, y los preaxiales en las ranas (ALBERCH & GALE, 1985).

Los *Stenasellus* y *Proasellus* cavernícolas proveen otro buen ejemplo. Las especies de *Stenasellus* poseen 2 espinas esternales o sólo una (Figura 11) en los dactilopodios de los pereiópodos 2 á 7. *Stenasellus virei* (del País Vasco y región nord-Pirenaica) ejemplifica el modo de aparición de la segunda espina. En la subespecie freática *S.v.virei* todos los pereiópodos (desde el 2 hasta el 7) tienen 2 espinas en los adultos (Figura 11-B); su fórmula es: 222.222. Por el contrario, la subespecie troglobia *S.virei hussoni* es 111.111 (Figura 11-C). No obstante, en algunas cuevas de los Pirineos franceses, las poblaciones de *S.v.hussoni* incluyen algunos ejemplares muy viejos y grandes; éstos muestran algunas veces, pero sólo en algunos de los pares de pereiópodos, 2 espinas. Por tanto, en estos ejemplares de edad progresivamente mayor, la fórmula típica de la subespecie *S.v.h.* (111.111) se transforma en 211.111, luego en 211.211, a continuación en 221.221 y, en raros casos, esta evolución conduce a 222.222, la misma que en la subespecie típica. Por tanto, la diferencia en este carácter entre *S.v.v.* y *S.v.h.* no reside en que la primera tenga 2 espinas y la segunda sólo una, sino en el hecho de que en *S.v.v.* la segunda espina aparece siempre, en todos los ejemplares, y tempranamente en su desarrollo, mientras que en *S.v.h.* la formación de la segunda espina está fuertemente retrasada en su ontogénesis. El retraso es tan grande que la segunda espina no llega a formarse en la mayoría de los ejemplares, y se forma sólo en raras ocasiones en ejemplares de gran edad y talla, y sólo en parte de sus pereiópodos. Así parece como que el mecanismo genético responsable de la formación de las espinas esternales fuera funcional en *S.v.v.* y estuviera reprimido o inhibido en la forma troglobia *S.v.h.* (MAGNIEZ, 1985). En otros caracteres de *Stenasellus* y *Proasellus* se presentan casos semejantes al descrito. Parece, en consecuencia, que las diferencias de desarrollo que han evolucionado en estos taxa determinan las variaciones que pueden formarse y resultar fijadas durante su evolución.

SISTEMAS INTEGRADOS COMPLEJOS

Las correlaciones genéticas entre caracteres que previenen que ellos evolucionen independientemente, son otra forma de evolución de constricciones del desarrollo. OLSON & MILLER (1958) y RIEDL (1977, 1978) han propuesto que las correlaciones genéticas y del desarrollo evolucionan por selección natural. Dado que tanto como el 85% del genoma puede intervenir para dar forma al desarrollo, un carácter u otro muy difícilmente podría sufrir un maladaptativo accidente de desarrollo, lo que sí ocurriría con frecuencia si cada gen fuera expresado independientemente. Riedl argumenta que si los caracteres están bajo un sistema de control jerárquico de modo que ellos se desarrollan en sets integrados, habrá efectivamente muy pocos caracteres independientes, y a su vez muy pocas oportunidades para el desarrollo de errores. Así, los "interruptores" genéticos mayores dispararían la acción coordinada de grupos de otros genes. Los loci en los complejos Antenapedia y Bithorax de *Drosophila* parecen ser interruptores de esta clase; p.ej., los genes que dan forma a la estructura de una pata normal tienen el mismo efecto sobre patas que se desarrollan en lugar de antenas. Tal integración debería ser esperada, especialmente en el caso de caracteres funcionalmente relacionados tales como las longitudes de las mandíbulas superior e inferior en los mamíferos.

La integración del desarrollo impone constricciones a la evolución, pero tiene también otras consecuencias (RIEDL, 1978). Si caracteres de desarrollo integrados son controlados por "interruptores" genéticos, la mutación de los interruptores puede causar que el desarrollo proceda por un diferente, pero armonioso, canal. Tales sistemas integrados podrán probablemente desplegar un limitado y recurrente repertorio de variaciones, dando lugar a evolución paralela y a atávicas variantes que revelan de un modo recapitulatorio los fundamentos ancestrales del programa de desarrollo. Si cada uno de los virtualmente infinitos caracteres que puede tener un organismo fuera variable de modo independiente y estuviera sujeto a selección ambiental, muchas de las similitudes entre especies tendrían que ser atribuidas a similitud de función más que a ancestros comunes; pero los elementos individuales de sistemas de desarrollo altamente integrados no pueden ser fácilmente cambiados sin disrumpir la función. Así, la *homología*, la traza de un linaje común que hace posible el análisis filogenético y la clasificación evolutiva, "es la consecuencia de la fijación epigenética más allá de los requerimientos funcionales recientes" (RIEDL, 1977).

La integración del desarrollo, a pesar de que constriñe las vías de la evolución, hace posible la evolución de sistemas complejos. La diferencia en la longitud de una pata entre dos vertebrados puede ser descrita en términos de diferencias en las dimensiones de los huesos, músculos, vasos sanguíneos, y nervios, pero los individuos no difieren en separados loci controlando cada una de estas estructuras. Más bien, un sistema simple de control las altera en concierto. Si un cambio en la longitud de una pata requiriera de una mutación separada para cada uno de los elementos de la pata, la probabilidad de que un individuo heredara la constelación de mutaciones necesarias para una pata propiamente formada pero más larga, sería desvanecentemente pequeña. Dada la integración del desarrollo, el cambio coordinado en los elementos de la pata se transforma no sólo en teóricamente probable, sino en físicamente observable. Los cambios evolutivos heterocrónicos, tales como la neotenia o la progénesis,

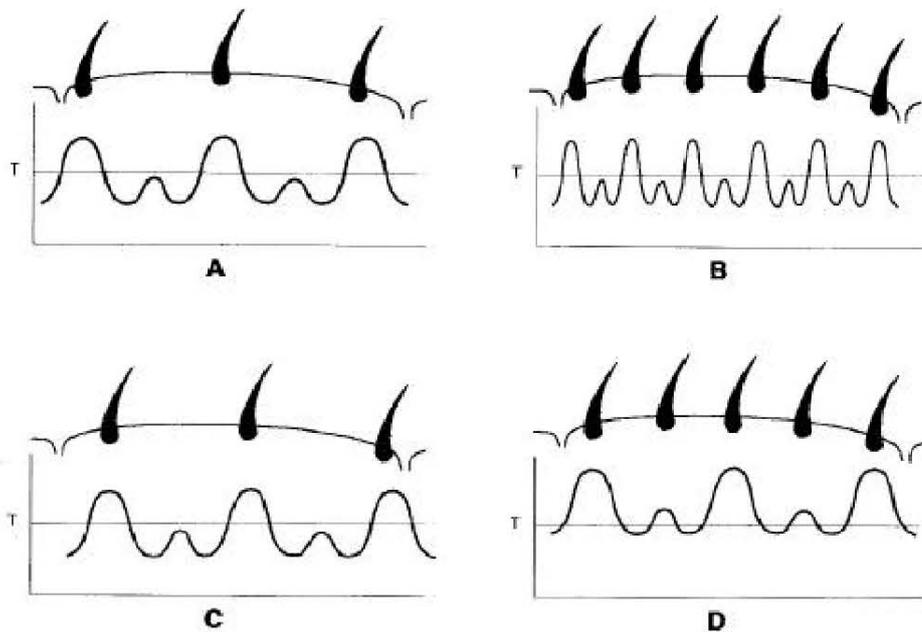


Figura 7. Cambios hipotéticos en un prepatrón subyacente (A) de un morfógeno, o material que induce la formación de sedas. Si la concentración del morfógeno excede un límite T, se forma una seda. Un cambio en la cinética de síntesis del morfógeno puede cambiar el patrón de espaciamiento (B) o la posición de los picos del morfógeno (C); un incremento en la concentración del morfógeno puede cambiar también el número de sedas. (Fuente: TURING, 1952; modificado).

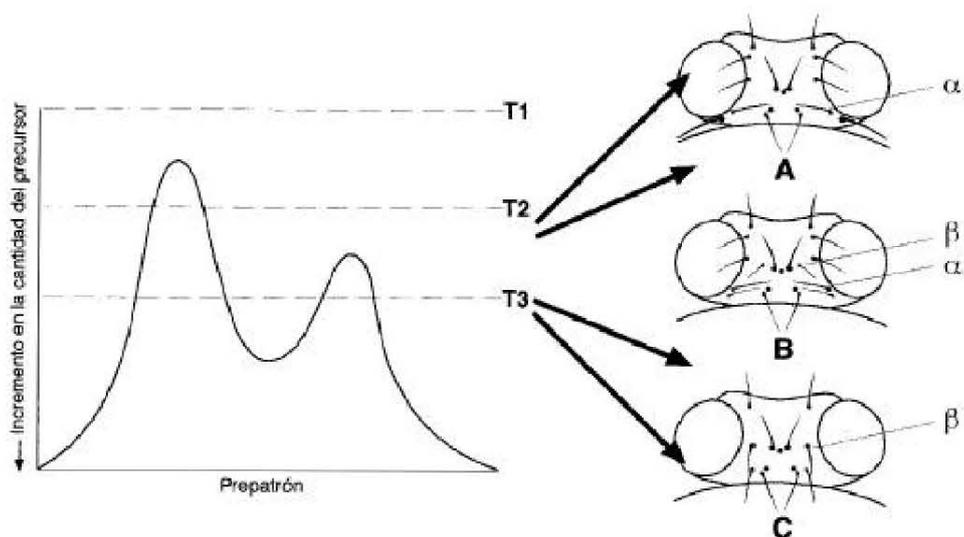
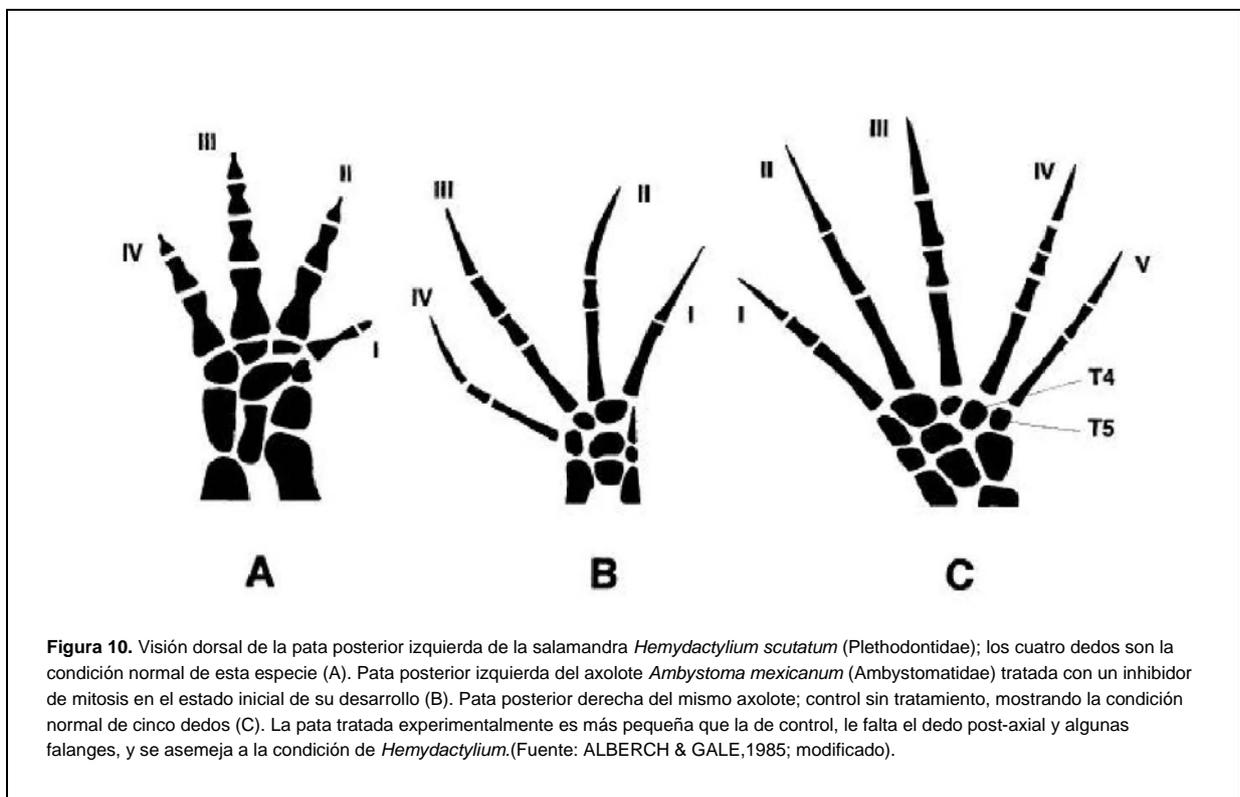
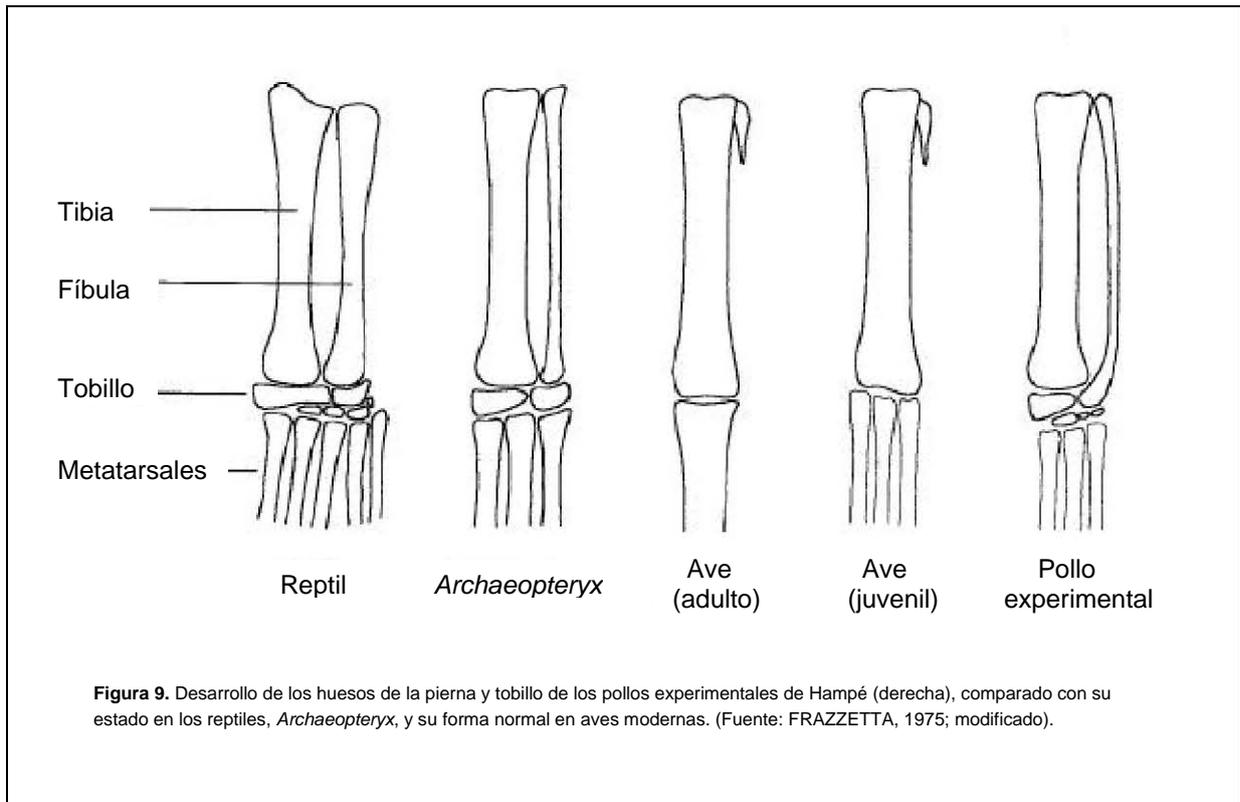


Figura 8. Modelo de Sondhi sobre el origen de un patrón neomórfico ("nuevo"). Si el primer pico del prepatrón está entre los niveles T1 y T2, se produce el tipo silvestre del patrón de sedas y ocelos (A) en *Drosophila subobscura*. Si el segundo pico excede el nivel T3, se forman sedas adicionales (B); la seda alfa se duplica y se forman nuevas sedas beta. Estas nuevas sedas son desconocidas en los drosófilidos normales, pero tienen su contraparte en *Aulacigaster leucopeza*, un miembro de una familia relacionada. (Fuente: SONDHI, 1963; modificado).



representan el extremo del cambio coordinado debido a su integración del desarrollo. Así, el problema mayor de la macroevolución, la evolución de caracteres complejos que no pueden funcionar a menos que sus partes actúen en concierto, puede ser parcialmente resuelto por la naturaleza integrada y jerárquica que presenta el desarrollo.

EL TROGLOMORFISMO EN ZONAS TEMPLADAS Y TROPICALES

Hasta 1970 eran sumamente escasos los troglobios conocidos en zonas tropicales. Se pensaba que esta ausencia era debida a la falta de grandes oscilaciones climáticas durante el Pleistoceno en los trópicos (VANDEL, 1965; BARR, 1968; MITCHELL, 1969), mientras que en zonas templadas ocurrían las glaciaciones, las cuales eliminaban de la superficie las anteriores poblaciones de tipo subtropical y tropical. En esta visión, se consideraba necesaria la eliminación de las poblaciones de superficie para producir el aislamiento de las poblaciones cavernícolas, las cuales podrían entonces especiarse alopatricamente y evolucionar como troglobios. En esta concepción, la fauna troglobia era considerada relictual: había podido sobrevivir a las fluctuaciones climáticas gracias a haber encontrado refugio en el estable y benigno ambiente de las cuevas, mientras que en superficie las condiciones de vida se tornaban desfavorables y provocaban o bien la migración a otras áreas o bien la extinción. Por ello se creía que los troglobios eran especies longevas y eran considerados relictos filogenéticos: los únicos supervivientes de antiguos linajes y auténticos "fósiles vivos". Su troglomorfo, más que una adaptación a las cuevas, era considerada una característica degenerativa propia de una etapa final -senescente- en la evolución de sus linajes respectivos.

En las últimas décadas ha sido descubierta una abundante y diversa fauna troglobia en cuevas tropicales, en blue-holes, en islas de reciente origen y en jóvenes cuevas de lava, de América Latina, África, Sudeste Asiático e islas del Pacífico. En muchos casos ha podido demostrarse una escasa antigüedad de las cavernas en algunas de estas regiones y, por consiguiente, ha quedado firmemente establecido que la evolución troglobia no necesariamente requiere mucho tiempo. Esta es una primera conclusión. A la vez, y a diferencia de las zonas templadas, muchos cavernícolas especializados de los trópicos conviven parapátrica o sympátricamente con formas epigeas de sus mismos linajes, es decir, poseen parientes epigeos taxonómica y geográficamente muy próximos.

Un ejemplo ilustrativo de esta situación, predominante en zonas tropicales, puede ser suministrado por el decápodo pseudotelfúsido *Chaceus caecus*, de la Sierra de Perijá (Venezuela), especie troglobia descubierta por el autor y descrita por RODRIGUEZ & BOSQUE (1990). Es completamente depigmentada y ciega (el pedúnculo ocular, atrofiado, carece de apex globular y no tiene trazas de pigmentos ni facetas, existiendo un gran espacio vacío en cada órbita); su cuerpo y apéndices son muy elongados y estilizados; posee además otros caracteres distintivos en los gonópodos del macho, denticulación del caparazón, papilación de su superficie, elongación de los dactilos y uñas de los pereópodos. Indicaciones de cambios en su estrategia de vida son aportados por el pequeño número de descendientes (8 juveniles en la cámara incubadora abdominal de las hembras, en comparación con hasta 125 en otras especies de la familia) y gran tamaño de los mismos (RODRIGUEZ & HERRERA, 1994). Un análisis filogenético y cladístico ha mostrado que de entre las seis especies del género *Chaceus* (el cual constituye un grupo monofilético en la tribu Strengerianini), *Ch.caecus* comparte algunos caracteres con *Ch.motiloni* y *C.pearsei*, siendo las semejanzas mayores con *Ch.motiloni*, el cual es considerado su más probable especie hermana. Esta última es un troglófilo que cohabita con *Ch.caecus* en la localidad-tipo (la Cueva de Punto Fijo), pero se encuentra sólo en la zona de entrada más superficial, mientras *Ch.caecus* habita en el ambiente profundo de varias cuevas de la región. *Ch.motiloni* es una forma robusta, con grandes ojos y pigmentación marrón-rojiza o chocolate, sin modificaciones troglomorfas (Ver morfología comparada en Figura 12). Ejemplos similares se presentan en muchos otros grupos zoológicos, en los cuales las formas troglobias, no-relictuales, pero con troglomorfo semejante al de cavernícolas templados, tienen parientes epigeos y troglófilos taxonómica y geográficamente muy próximos (ver p.ej.: CHAPMAN, 1986; GALAN, 1995; GALAN & HERRERA, 2006; GALAN et al., 2009).

Simultáneamente, existen en cuevas tropicales ejemplos de formas relictas de considerable antigüedad, aunque predominan las formas no-relictuales (DECU et al., 1987; GALAN, 1995; GALAN & HERRERA, 1998; GALAN & HERRERA, 2006; ORGHIDAN et al., 1977). De ello se puede deducir que la evolución troglobia no sólo puede haber ocurrido en el pasado sino que también ocurre activamente en la actualidad (GALAN & HERRERA, 1998).

El habitat subterráneo ocupa un volumen tridimensional, cuyos límites con los ecosistemas de superficie son principalmente verticales. Tanto en áreas kársticas como volcánicas, una cierta cantidad de energía bajo la forma de materia orgánica está continuamente siendo sustraída de superficie e ingresada a la red de vacíos subterráneos. Pero a la vez, se trata de un medio adverso. Pocos animales pueden explotar el bioma subterráneo, aún cuando -paradójicamente- los recursos tróficos puedan ser importantes (HOWARTH, 1993). El habitat subterráneo es creado y ampliado progresivamente. Como toda área nueva, ésta se ofrece a la colonización de aquellos organismos que sean capaces de utilizar sus recursos y posean la aptitud necesaria para desenvolverse en el nuevo medio. Este es comparativamente más adverso a medida que se profundiza en él. Pero a la vez es un medio estable que proporciona recursos que no están siendo utilizados por otros organismos. Estas ventajas pueden resultar atractivas para muy diversos organismos y promueven la colonización activa del medio subterráneo.

Hoy la principal diferencia entre cavernícolas de zonas tropicales y templadas reside en sus proporciones en el conjunto de la fauna cavernícola de una región. No obstante, estudios recientes muestran casos de cuevas tropicales con una alta representación

de troglobios (GALAN & HERRERA, 2006; GALAN et al., 2009; HERRERA et al., 2009), incluyendo grupos como: oligoquetos Enchytraeidae; ostrácodos Cypridae; copépodos Cyclopidae; sincáridos Parabathynellidae; isópodos Anthuridae, Calabozoidae, Cirolanidae, Trichoniscidae, Oniscidae, Sphaeroniscidae, Philosciidae; anfípodos Bogidiellidae, Hadziidae, Hyalellidae; decápodos Pseudothelphusidae; escorpiones Chactidae; amblypygios Charontidae; pseudoescorpiones Cheirididae, Cheliferidae, Chthoniidae; esquizómidos Schizomidae; opiliones Agoristenidae, Phalangodidae; araneidos Sparasiidae; ácaros Argasiidae; hydrachnelos Limnesiidae, Aturidae, Anisitsiellidae; diplópodos Trichopolydesmidae, Ophistospermorpha, Peridotodesmidae; quilópodos Scolopendridae; dipluros Campodeidae, tisanuros Nicoletiidae; colémbolos Entomobryidae, Isotomidae, Onychiuridae, Tomoceridae; ortópteros Gryllidae, Raphidophoridae; blatodeos Blatellidae; coleópteros Dytiscidae, Catopidae, Carabidae, Ptiliidae; peces Loricariidae, Trychomycteridae, Heptapteridae, Synbranchidae; entre otros. Sólo la fauna cavernícola de Venezuela incluye más de 80 especies troglobias tropicales en al menos 50 familias distintas.

Para abordar de modo global el tema del troglomorfo es necesario tener en cuenta la zonación del habitat subterráneo (Figura 13), las condiciones adversas que éste presenta, y las características comparadas de los troglobios tropicales y templados (GALAN & HERRERA, 1998, 2006). De la comprensión global de estos aspectos se desprende una nueva visión de los factores y procesos que intervienen en la evolución troglomorfa.

VISIÓN EMERGENTE DEL ESTUDIO DE CAVERNÍCOLAS TROPICALES

El estudio de cavernícolas tropicales demuestra, por un lado, que la evolución troglomorfa puede ser un proceso rápido en el tiempo, y por otro lado, que en cuevas tropicales existen troglobios tanto no-relictuales como relictos. Ello cuestiona, en primer lugar, el papel del glaciario como fuerza conductora del proceso. En segundo lugar, permite cuestionar la idea clásica de las cavernas como entidad única y homogénea. La visión actualmente emergente del estudio de cavernícolas tropicales destaca la importancia de la zonación de las cuevas y demuestra que la fuerza conductora del proceso reside en la adaptación de los organismos a los distintos ambientes subterráneos, estando básicamente modulada por una activa colonización (GALAN & HERRERA, 1998).

En esta nueva hipótesis los troglófilos se adaptan al ambiente intermedio y los troglobios al ambiente profundo. La evolución troglomorfa se desarrolla en respuesta a la adversidad del ambiente profundo. Tanto los troglófilos como los troglobios son formas adaptadas a la vida en las cavernas, sólo que tienen distintas estrategias de vida y están adaptados a distintos ambientes. Esto ha conducido a re-definir las categorías ecológicas clásicas del sistema Schiner-Racovitza (Figura 14).

Recientes trabajos que incluyen análisis genéticos y ecofisiológicos han aportado evidencia sustancial de que los troglomorfismos están sujetos a selección natural y son por tanto adaptativos (SBORDONI, 1980; POULSON, 1981; CULVER, 1982; ALLEGRUCCI et al, 1982; PECK, 1986; WILKENS, 1987; FONG, 1988; CULVER et al, 1990; KANE & CULVER, 1991). Estos trabajos comparten cuatro grandes conclusiones: primero, que muchas poblaciones troglomorfas están adaptadas a una escasez de recursos tróficos; segundo, que muchos troglófilos no son troglobios en preparación o en potencia, sino formas verdaderamente adaptadas a las cuevas (particularmente a los ambientes superficial e intermedio) y las cuales no mantienen flujo de genes con poblaciones de superficie; tercero, que muchas poblaciones han invadido independientemente sistemas de cuevas y, en cada caso, los caracteres troglomorfos han sido adquiridos independientemente a través de evolución paralela; y cuarto, que los troglomorfismos de las poblaciones cavernícolas, tanto caracteres hipertrofiados como reducidos, son influidos por la selección natural. Particularmente ilustrativo es el estudio de KANE & CULVER (1991) sobre *Gammarus minus*, ya que utilizando técnicas de electroforesis de proteínas, demuestra que existe un escaso o nulo flujo de genes entre las poblaciones hipógeas y epígeas de la misma cuenca; los autores concluyen que esto puede deberse a que se han desarrollado incompatibilidades de cópula como consecuencia de diferencias morfológicas, siendo estas últimas adaptaciones a los ambientes respectivos (cuevas y manantiales).

La visión que actualmente emerge en el estudio evolutivo de los cavernícolas muestra que en los primeros grados de troglomorfo se producen modificaciones (anatómicas y fisiológicas, incluyendo metabólicas) por adaptación al ambiente hipógeo y que la divergencia entre subpoblaciones cavernícolas y epígeas o transicionales se inicia en presencia de flujo génico. Al progresar la divergencia anatómica se generan incompatibilidades de cópula, o diferencias en las preferencias de cópula, las cuales terminan produciendo el aislamiento reproductivo y la especiación sin la existencia de barreras geográficas. En el desarrollo ulterior podrán presentarse casos en que se generen barreras geográficas, pero ello no constituye un prerrequisito para que la evolución cavernícola ocurra e involucre básicamente modos de especiación sympátricos. El troglomorfo podrá ser acentuado a lo largo del tiempo y eventos vicariantes podrán producir la fragmentación y multiplicación de especies troglobias.

Si consideramos el medio hipógeo como un medio zonal, con adversidad creciente a medida que se profundiza en él, podemos ver la evolución troglomorfa como una continuación de la colonización inicial, como un proceso en etapas. En el ambiente superficial de las cuevas puede instalarse una población troglóxena heterogénea, procedente de ambientes próximos al cavernícola o transicionales; representantes muscícolas, humícolas o hemiedáficos y endógeos (procedentes de la hojarasca y suelo del bosque) y elementos del medio intersticial (para la fauna acuática), junto con numerosos invertebrados higrófilos y vertebrados dotados de ecolocación, podrán constituir importantes biocenosis troglóxenas. Al avanzar la colonización de la zona oscura, de elevada humedad relativa, los organismos tendrán que enfrentar condiciones físicas y tróficas, no ya transicionales, sino claramente

diferentes de las epígeas. La adquisición adaptativa de mecanismos de regulación del balance corporal de agua y el éxito para completar la reproducción y obtención de alimento en la zona oscura, ocurrirá por cambios (anatómicos y fisiológicos) que iniciarán la divergencia de los ancestros epígeos. En tanto las formas troglófilas no pasen un segundo gradiente, su adaptación a la vida cavernícola no hará de ellos elementos muy modificados. Es necesaria una nueva presión de selección, alcanzable en el ambiente profundo, para que los organismos troglófilos pasen a ser troglobios. Como resultado de ello serán modificados en un grado mayor, ultraespecializados, pero tremendamente eficientes para sobrevivir indefinidamente en las cavernas a pesar del rigor de las condiciones ambientales y las vicisitudes históricas.

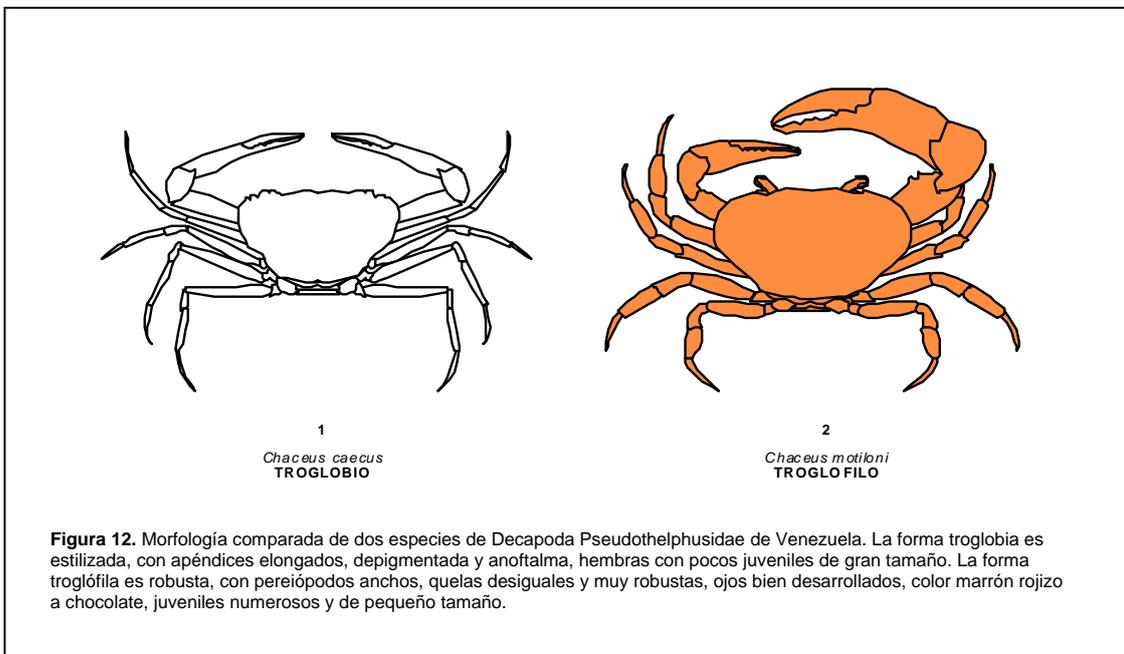
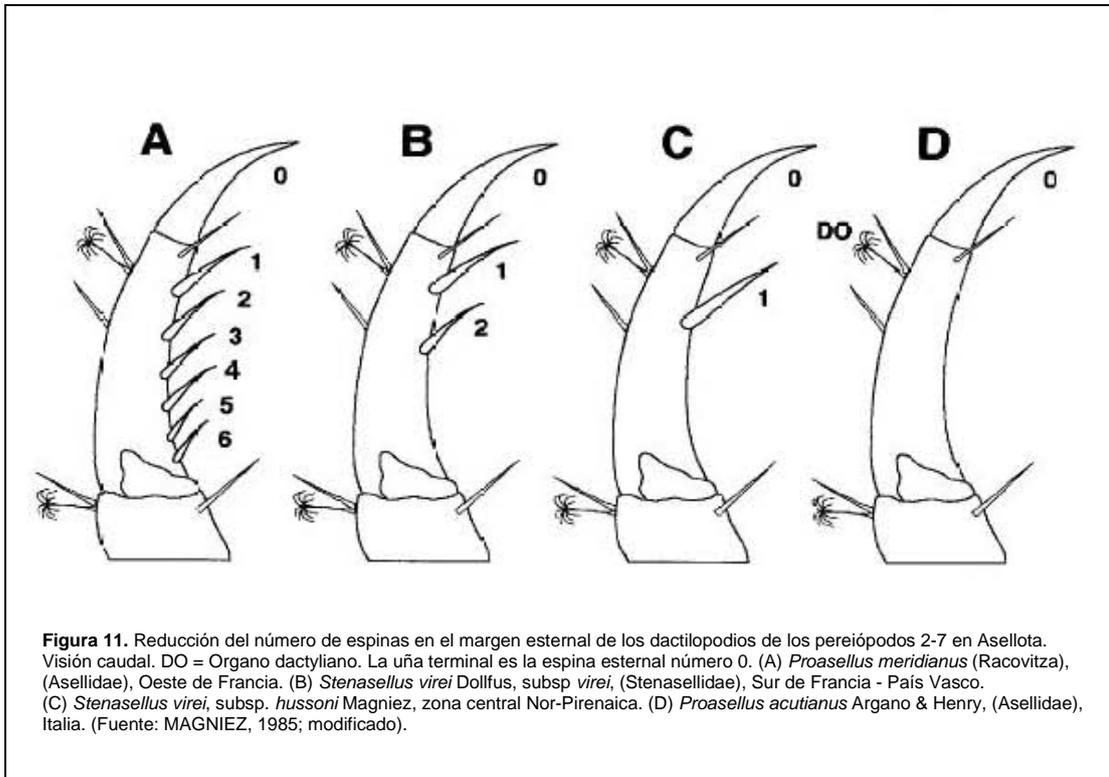
La presencia en diferentes proporciones de formas troglomorfas relictas y no-relictuales en zonas tropicales y templadas ha sido objeto de estudio. El autor propuso un modelo comprensivo para explicar las diferencias encontradas entre los ambientes tropicales y templados, y las proporciones relativas de troglobios en ambos casos (GALAN, 1999).

Esta hipótesis supone la ocurrencia de un proceso histórico. En el caso de la colonización del medio hipógeo en los trópicos, la mayor abundancia de recursos tróficos en el ambiente intermedio hace que predominen estrategias de la *r* entre la fauna que ingresa a las cuevas. Bajo tales condiciones estos troglófilos tropicales (capaces de vivir en las cuevas y perfectamente adaptados a ellas) no obtienen ventajas ni resulta para ellos atractiva la colonización del ambiente profundo, de menores recursos desigualmente distribuidos. Como corolario, pocos se aventuran a adoptar una estrategia de la *A*. Sin embargo, ello no impide que algunos taxa den origen a troglobios, como lo prueba la presencia de formas troglomorfas no-relictuales. La evolución posterior en zona tropical ha mantenido un espectro de diversidad animal y una fisonomía de las comunidades similar a la actual. Esto permite explicar que algunos troglobios antiguos, relictos, se hayan conservado en zona tropical, mientras que la mayoría de ellos son de origen reciente y poseen parientes epígeos taxonómica y geográficamente próximos, a veces cohabitando en la misma cueva o región (RODRIGUEZ & BOSQUE, 1990). Salvo estas "antiguas excepciones", que también pueden comprender troglófilos antiguos como p.ej. blatodeos, ortópteros, dípteros (CHAPMAN, 1982, 1986), la mayoría de la fauna cavernícola (troglófila y troglobia) puede haber sido objeto de cambios a lo largo del tiempo (incluyendo extinciones, evolución filética y formación de nuevas especies), o de estasis, pero manteniendo un tipo de ecosistema y de biocenosis similares a los actuales, con predominio en las proporciones numéricas de los troglófilos.

Por otro lado, en zona templada, esta hipótesis supone la ocurrencia de un proceso acumulativo. Básicamente postula que, a diferencia de la teoría clásica, el papel del glaciario en zona templada no ha consistido en producir formas troglobias a través de aislamiento alopatrico (idea que cuestionamos), sino en permitir la supervivencia en el ambiente profundo de troglobios previamente formados por modos de especiación no-alopátricos. La adopción de una estrategia de la *A* permite resistir a condiciones adversas, y en este sentido está relacionada con la escasez de recursos y con mecanismos de economía de energía. Pero las condiciones adversas, a diferencia de la teoría clásica, no residen en el glaciario, sino en las severas características ecológicas del ambiente profundo, tanto en zona tropical como templada y bajo cualesquiera condiciones climáticas epígeas (lo mismo que ocurre, paralelamente, para el habitat abisal marino). El habitat hipógeo clásicamente ha sido considerado benigno en sus parámetros físicos; pero los datos actuales muestran que su ambiente profundo constituye un habitat extremo. El glaciario en zona templada puede haber aumentado algo la adversidad en las cuevas, pero ésta existía previamente en el ambiente profundo; su acción más bien ha incidido sobre los ambientes superficial e intermedio, con devastadores efectos sobre los troglófilos templados.

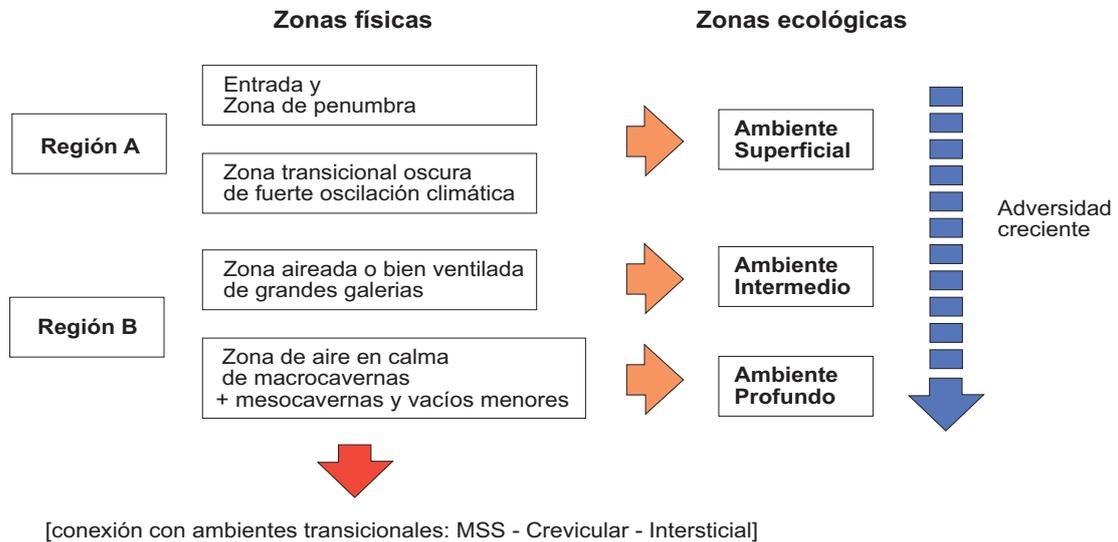
En este modelo se parte en zona templada de un tipo de biocenosis durante el Terciario similar a la que actualmente encontramos en los trópicos, es decir, con predominio de troglófilos. En las zonas templadas de Europa reinaron condiciones de tipo tropical durante el Mesozoico y el Terciario temprano, estando bien documentadas hasta el Eoceno, momento en el cual la temperatura media era 11-12°C más elevada que la actual. A partir de entonces hay un progresivo enfriamiento, con climas subtropicales, que alcanzan el Plioceno temprano. Para el Plioceno final las condiciones climáticas son parecidas a las actuales.

El enfriamiento se acentúa posteriormente, con fases glaciales Plio-Pleistocenas entre 2,5 millones de años y 10 mil años antes del presente, fecha en la que finaliza la última gran glaciación. En ese lapso existieron algo más de 20 épocas de hielo (glaciaciones) separadas por otros tantos interglaciares templados (con condiciones similares a las presentes). Durante los episodios fríos la temperatura media llegó a ser 8°C más baja que la actual y sobre las zonas bajas no-glaciadas y en las regiones periglaciares se desarrollaron condiciones de tundra y suelos helados. Bajo tales condiciones sería eliminada la mayor parte de la fauna troglóxena y troglófila, y sólo sobrevivirían algunos troglobios lo suficientemente modificados -anatómica y fisiológicamente- para resistir condiciones adversas. Algunos troglobios antiguos (restos de faunas de tipo tropical y subtropical) sobrevivirían diferencialmente, como lo prueban las numerosas distribuciones disyuntas observables en troglobios europeos. A la vez, los nuevos troglobios formados durante los interglaciares (pero bajo condiciones templadas, no tropicales), según su grado de resistencia a las condiciones adversas, serían incorporados y acumulados en el ecosistema hipógeo. También se acumularían -procedentes de los episodios fríos- troglobios de origen nivícola. Esta progresiva acumulación de sólo algunos troglobios, datantes de distintas épocas, iría dando origen al aumento en la proporción global de troglobios. A la vez, la progresiva fragmentación del karst en pequeñas unidades daría origen a numerosos fenómenos de microevolución, fragmentación específica y creación de endemismos. La competencia y supervivencia diferenciales permitirían la acumulación y multiplicación de formas troglobias. El resultado comparativo es la elevada proporción de troglobios (de muy distintas edades y procedencias) en la composición faunística regional.



Zonación de las cuevas

Figura 13



Redefinición del sistema Schiner-Racovitza

Figura 14

TROGLOBIOS

- Completan su ciclo de vida y están adaptados al ambiente profundo de las cuevas.
- Algunas especies, en ocasiones, habitan facultativamente en el ambiente intermedio o en medios transicionales (MSS - Intersticial).
- Presentan alto grado de troglomorfo (significativamente mayor que el de otros miembros no-troglobios de sus respectivos grupos taxonómicos).

TROGLOFILOS

- Completan su ciclo de vida y están adaptados al ambiente intermedio de las cuevas.
- Pueden también habitar habitats transicionales y eventualmente pueden ingresar al ambiente profundo, pero normalmente no completan en él su ciclo de vida.
- Bajo grado de troglomorfo (en comparación con los troglobios; pero mayor que el de sus epígeos relativos).

TROGLOXENOS

- Frecuentan las cuevas y sólo completan en ellas una parte de su ciclo de vida.
- Normalmente habitan en el ambiente superficial, pero pueden también ingresar en el intermedio (de modo cíclico o temporal). Suelen habitar también en biotopos epígeos húmedos y oscuros.
- No presentan troglomorfo, pero pueden tener adaptaciones para moverse en la oscuridad.
- Algunas especies pueden mantener poblaciones en el ambiente superficial de modo regular.

CONTEXTO ADAPTATIVO DE LAS INNOVACIONES EVOLUTIVAS

En general, la morfología de los troglobios, estilizada y de apéndices largos, y el aumento de la dotación sensorial no-óptica, favorecen el comportamiento exploratorio y la búsqueda de recursos en un medio oscuro, a la vez que otros muchos aspectos de la comunicación intraespecífica en el ambiente de las cuevas. Las modificaciones de uñas y tarsos facilitan el desplazamiento sobre superficies rocosas verticales, húmedas y resbaladizas. Otro carácter relevante común en la mayoría de los troglobios es la presencia de una reducida tasa metabólica y la pérdida de ojos y pigmentación melánica. En el caso de caracteres troglomorfos que incluyen la creación o desarrollo de nuevas estructuras, su valor adaptativo es claro, y por ello son considerados el producto de un proceso evolutivo constructivo, sujeto a selección directa. El valor adaptativo de las reducciones estructurales no es claro, sin embargo, la evolución regresiva de los cavernícolas no es una simple rudimentación o degeneración de distintas partes y órganos del cuerpo.

En numerosos artrópodos la reducción de los ojos comienza por una fusión de omatidios y no por una simple reducción de ellos. En peces cavernícolas el crecimiento de los párpados o de la piel, hasta cubrir los ojos, precede a su reducción. En anfípodos e isópodos la pérdida del pigmento ocular es previa a la reducción. En fin, hay una gran variedad de procesos en los distintos grupos zoológicos, por lo cual no es posible generalizar, pero en todo caso parece ser que no se trata de un simple proceso degenerativo, ya que los eventos constructivos van asociados al entero proceso regresivo. La depigmentación corporal va unida a la pérdida de la cutícula y a la reducción de otras estructuras integumentarias, por lo que se trata de fenómenos asociados a la adaptación a un ambiente de alta humedad. Los procesos reductores van unidos al desarrollo de caracteres hipertrofiados que implican una adaptación positiva al ambiente de las cuevas. SKET (1985) ha destacado la importancia de los requerimientos energéticos en la economía del organismo como importante factor que influye en el desarrollo de los procesos reductores. Las hipótesis sobre la economía de energía en los cavernícolas sin duda tropiezan actualmente con la dificultad de cómo medir la importancia de estos requerimientos de las estructuras reducidas en proporción al conjunto del cuerpo. Pero su influencia, aunque difícil de medir, no deja de ser real.

La idea general postulada por SKET (1985) es que las estructuras sometidas a reducción, innecesarias en el medio hipógeo, tienen un costo en términos metabólicos y energéticos. Y que en un medio pobre en alimento, como las cuevas, su reducción es positivamente seleccionada. FONG (1985) indica que las cuevas son un medio ventajoso para los organismos que son capaces de reciclar su limitado pool de energía y así desarrollar otros caracteres adaptativamente ventajosos (distintos a estructuras innecesarias). FONG ha formulado esto como una operación indirecta hacia el desarrollo de caracteres regresivos. De hecho cada acción de la selección es en cierta medida indirecta. El valor adaptativo de un genoma o de un carácter sólo es medible en comparación con otro. La cuestión de si su acción es directa o indirecta puede ser reducida a un mero problema de la filosofía de cada investigador. En los artrópodos cavernícolas se da una especial combinación de procesos reductores, la cual puede ser designada como un tipo de pleiotropía (*sensu lato*). La reducción de los ojos generalmente se combina con la depigmentación y con la destrucción de la cutícula. Debido a que los ojos son de hecho estructuras integumentarias, es probable que todos estos procesos de reducción estén ligados genética o morfogenéticamente. En tal caso, el efecto de las reducciones en la economía energética es mucho más considerable.

WILKENS et al. (1979) y WILKENS (1986) prefieren explicar las reducciones como ventajas selectivas sin recurrir a la economía de energía. Para ellos la explicación reside en el alto grado de integración de diferentes genes relevantes en el complejo genético base del organismo. El troglomorfismo y las reducciones estructurales estarían gobernados simultáneamente por sistemas poligénicos o por cambios en el dominio de unos centros formativos sobre otros durante la morfogénesis. Esta explicación es plausible, pero tampoco está en desacuerdo con la hipótesis de selección basada en la economía energética.

HUPPOP (1986) ha revisado detenidamente el papel del metabolismo en la evolución de los animales cavernícolas. La reducida tasa metabólica, generalizada entre los troglobios, se presenta también en otros medios, como los grandes fondos marinos. El denominador común para ambos medios parece residir en la relativa constancia de las condiciones ambientales combinada con la falta de predadores, por un lado, y la escasez general de alimento, por otro. La adaptación a un bajo consumo de alimento tiene un alto valor selectivo, y el poseer una reducida tasa metabólica es una característica particularmente exitosa bajo tales condiciones. En contraste, deja abierta la pregunta de en qué grado la economía energética representa una presión selectiva para la reducción de estructuras (transformadas en inútiles por la oscuridad). Si las reducciones son en parte causadas por limitación en el alimento, podrían representar una adaptación al ambiente de las cuevas en sentido constructivo también.

El troglomorfismo se presenta en troglófilos y troglobios, residiendo su diferencia en una cuestión de grado. La definición de troglobio puede ser expresada como: especies que viven confinadas en el ambiente profundo de las cuevas y que muestran troglomorfismo en un grado elevado, que ha ido más allá del alcanzado por otros miembros no-troglobios de su taxocenosis. CHRISTIANSEN (1962) ha propuesto una definición de este tipo, pero es obvio que resulta arbitrario elegir un punto a lo largo de la evolución troglomorfa para establecer que "el troglobitismo comienza aquí" (CHAPMAN, 1986). No obstante, es claro que los troglobios difieren de las formas ciegas y depigmentadas de medios transicionales como el edáfico o el intersticial; el conjunto de caracteres modificados es distinto y el troglomorfismo está mucho más desarrollado en los troglobios. Los troglobios han evolucionado a partir de formas temporalmente marginales en el ambiente profundo. Una vez que una deriva adaptativa ocurre y se establece una población reproductora en la zona profunda, entonces ésta es sometida a una nueva y más fuerte presión de

selección; su consecuencia es el troglomorfo. Los troglófilos, en cambio, están adaptados al ambiente intermedio, de atmósfera más ventilada, condiciones menos adversas y mayor cantidad y disponibilidad de recursos tróficos. Algunos troglófilos pueden vivir simultáneamente en cuevas y biotopos epígeos crípticos y transicionales; pero también puede darse el caso de poblaciones restringidas a cuevas, lo que resulta frecuente en zona tropical.

Desde un punto de vista genético el troglomorfo es un proceso evolutivo de transformación gradual. La visión gradualista es soportada por la observación de que muchas mutaciones con pronunciados efectos fenotípicos tienen tales efectos pleiotrópicos disruptivos sobre el desarrollo que reducen en gran medida la viabilidad del mutante. FISHER (1930) argumentó que un organismo, parecido a una máquina delicada, está tan intrincadamente construido que alteraciones mayores interrumpirían su funcionamiento. Tal argumento por analogía no constituye por supuesto una prueba, y está abierta la posibilidad de que mutaciones simples de amplio efecto puedan también resultar ventajosas (MAYNARD SMITH, 1983). No obstante, la mayoría de las diferencias morfológicas entre especies estrechamente relacionadas son poligénicas y han sido construidas por sustituciones de genes de pequeño efecto.

La evidencia de la morfología comparada y de la genética hacen a las visiones saltacionistas (no-gradualistas, p.ej. GOLDSCHMIDT, 1940; SCHINDEWOLF, 1936) insostenibles, y de hecho han sido desestimadas. No obstante, es igualmente falaz ver a cada una de las diferencias de caracteres entre taxa como un evento independiente, proveniente de cambios en la frecuencia de alelos en numerosos loci. Más bien parece lo más probable que, la transformación del desarrollo de caracteres integrados pueda tener una base genética relativamente simple. Por ejemplo, la poliploidía en plantas produce un cambio inmediato en numerosas características fisiológicas y bioquímicas, lo que permite la invasión de nuevos habitats (LEVIN, 1983). La no-ocurrencia de metamorfosis en el axolote mexicano (*Amblystoma mexicanum*) parece ser causada por una baja concentración de tiroxina, la cual, en salamandras no-neoténicas, induce cambios coordinados en muchos caracteres durante la metamorfosis. La sustitución de un simple gen en estas especies puede determinar que la metamorfosis ocurra o no (TOMPKINS, 1978). Esto no debería ser considerado como la evolución de un patrón de desarrollo *de novo* por una simple mutación; sino más bien como una deriva sencilla a lo largo de una trayectoria de desarrollo que presumiblemente ha ido siendo construida en millones de años durante la evolución de los vertebrados.

Algunos modelos abstractos de desarrollo, tal como los modelos de heterocronía y alometría previamente comentados, sugieren que los cambios complejos en la forma geométrica de los organismos pueden ocurrir por cambios simples en las tasas de desarrollo. RAUP (1962, 1966) ha mostrado que muchas de las diversas formas existentes de las conchas de los caracoles pueden ser generadas teóricamente variando sólo 4 parámetros básicos (la forma de la curva generatriz, la distancia entre la curva generatriz y el eje de revolución espiral de crecimiento, la tasa a la cual la curva generatriz se amplía, y la tasa a la cual se traslada esta última a lo largo del eje). Es por tanto concebible que las transformaciones del desarrollo bajo control de "reglas" matemáticas simples, tengan una base genética relativamente sencilla.

MAYR (1960) ha remarcado que los cambios mayores en los caracteres de un organismo usualmente se dan por intensificación, disminución, o cambio de función. La intensificación de una función es la base adaptativa para la progresiva elaboración de caracteres, tales como los molares en los perisodáctilos y roedores que se alimentan de hierbas duras, ricas en sílice, o para la hipertrofia de órganos sensoriales en los troglobios. De igual modo, muchos cambios evolutivos provienen de la reducción o pérdida de función de una estructura, como en los insectos sin alas, serpientes sin patas, o plantas parásitas sin clorofila. En algunos casos, la pérdida de una estructura es directamente adaptativa y éste parece ser el caso en el adelgazamiento de los tegumentos y pérdida de la pigmentación en artrópodos troglobios; el aumento de la permeabilidad corporal resulta necesaria para controlar el balance hídrico y sobrevivir en la atmósfera saturada de humedad del ambiente profundo de las cuevas. La pérdida de ojos es más plausible que constituya una ventaja adaptativa indirecta, al estar relacionada con otros caracteres positivamente seleccionados, como la depigmentación y el ahorro energético. También han sido propuestas hipótesis no-seleccionistas, como la teoría de las mutaciones neutras (KIMURA, 1983), pero éstas no resultan testables; a la vez, la alta convergencia de caracteres troglomorfos en distintos taxa sugiere que la acumulación al azar de mutaciones neutras difícilmente podría producir correlaciones positivas en diferentes caracteres en distintos grupos zoológicos. La pérdida de ojos ocurre también, en forma paralela, en el medio edáfico y en parásitos, por lo que su reducción parece ser seleccionada en base a su falta de utilidad, es decir, por disminución o pérdida de función. Nótese que no se trata de una concepción Lamarckista, sino de selección de características adaptativamente ventajosas en el nuevo medio.

Posiblemente la base más común de las transformaciones evolutivas reside en un cambio en alguna función característica. En los animales, un cambio en el comportamiento frecuentemente precede a cambios en caracteres morfológicos y fisiológicos; por ejemplo, la iguana marina de las Galápagos (*Amblyrhynchus cristatus*) se alimenta de algas submarinas, pero escasamente está más adaptada fisiológicamente para bucear que sus más terrestres relativos (DAWSON et al., 1977). Una innovación evolutiva puede haberse desarrollado para una función original, hasta el punto en que una nueva función resulta posible. La habilidad de la anguila eléctrica (*Electrophorus electricus*) para matar presas y defenderse con choques eléctricos es una elaboración de un mucho más débil campo eléctrico generado por otros peces gymnotidos los cuales utilizan su electricidad para la orientación y comunicación en aguas oscuras. Una estructura que toma una nueva función es frecuentemente considerada una preadaptación. Esto no significa que ella ha evolucionado en anticipación de futuras necesidades (BOCK, 1959), sino meramente que su función ha cambiado más rápidamente que su estructura. Los progenitores de un grupo normalmente despliegan preadaptaciones para lo

que luego serán adaptaciones distintivas del grupo; por ejemplo, plantas epífitas como las bromelias (bromeliáceas), las cuales no acceden al suelo del bosque húmedo tropical, se han desarrollado a partir de ancestros adaptados a la aridez. Un cambio evolutivo en una estructura frecuentemente moviliza cambios selectivos en otras estructuras. Los cambios incipientes en algunas características pueden ser también no-adaptativos, emergiendo las nuevas funciones adaptativas sólo más tarde. Caracteres que tienen pocas ventajas selectivas en un animal de pequeño tamaño pueden ampliarse por crecimiento alométrico en la medida en que el tamaño del cuerpo evoluciona, y pueden entonces resultar modificados para alguna función.

Es oportuno añadir una reflexión que se desprende de los análisis de DNA y de los estudios filogenéticos emprendidos en diversos grupos de organismos mediante técnicas de hibridación de DNA (AVISE, 1994; BURKE et al., 1991; FROST & HILLIS, 1990; GOODMAN, 1982; MIYAMOTO & GOODMAN, 1986; NEI, 1975; PATTERSON, 1987; SIBLEY & AHLQUIST, 1986; WILSON, 1977; WILSON et al., 1974). De la variabilidad genética oculta en los genes depende la variación fenética observable en los fenotipos. Lo genético -por un lado- y lo morfológico, anatómico, fisiológico y etológico -por otro- varían al cabo de generaciones, y es este doble acontecer lo que llamamos evolución. Guiado sólo por variaciones fenéticas, Darwin estableció su teoría de la selección natural. Aunque es indudable que lo genético determina lo fenético, según la moderna genética de poblaciones, lo fenético es a su vez lo que determina a la larga la selección de los genotipos que otorgan mayor supervivencia y mayor o mejor descendencia (fitness) a una especie adaptada a un medio dado. BUSH (1994) agrega la opinión de que, en subpoblaciones que se están adaptando a diferentes habitats, la deriva de habitat en respuesta a selección divergente permite adquirir y fijar diferencias genéticas. El cambio es entonces comandado por la preferencia de habitat o cualesquiera otros factores que incrementen la eficiencia y fitness en el nuevo ambiente. Los genotipos que experimentan superior fitness en el nuevo habitat prevalecerán y desplazarán a los de menor o intermedia fitness. Tal conclusión es particularmente aplicable a cavernícolas, ya que la deriva de habitat y la adaptación al ambiente profundo de las cuevas se desarrollan bajo fuerzas ambientales selectivas particularmente fuertes.

La teoría de la genética de poblaciones ha explicado adecuadamente el cambio morfológico. WRIGHT (1982) mostró que la evolución se concentra en ocasionales eventos rápidos que corresponden no a especiación, sino a cambios en las condiciones ecológicas (especialmente la disponibilidad de nuevos nichos ecológicos). La mayoría de las radiaciones adaptativas se han dado en este contexto, como lo prueban muchos grupos zoológicos altamente diversificados en islas de reciente formación. Los taxa superiores habitualmente emergen a través de evolución en mosaico, mientras que los caracteres individuales y los sets de caracteres de desarrollo integrado evolucionan cada uno de ellos procediendo típicamente a través de cambios graduales y etapas intermedias para las cuales las ventajas selectivas, especialmente los cambios de función, son generalmente visualizadas. En este sentido, el cambio macroevolutivo no está desacoplado de los eventos microevolutivos: los mecanismos de la microevolución, que suelen tener consecuencias de largo término si no son obliterados por la extinción, explican adecuadamente los fenómenos macroevolutivos, y los cambios macroevolutivos están siempre compuestos de eventos microevolutivos. Debido a que muchos caracteres, especialmente los caracteres funcionalmente relacionados, son integrados durante la ontogenia, el cambio morfológico coherente y sustancial puede formarse claramente a través de simples cambios genéticos en mecanismos críticos de control del desarrollo. La integración del desarrollo, que evoluciona en el curso de la filogenia, constriñe la expresión de la variación genética, de modo que algunas vías de evolución resultan más probables que otras, y permiten el cambio evolutivo en caracteres complejos.

HOWARTH (1993) ha sugerido que el stress ambiental, como el ocasionado por la adversidad del ambiente profundo de las cuevas, puede interrumpir procesos bioquímicos, causando un incremento en las tasas de mutación y recombinación, así como otros cambios en el genoma y en los fenotipos. La adaptación a ambientes de alto stress, en esta perspectiva, juega un papel mayor en la evolución del troglomorfo. Howarth considera que los troglobios, más que habitantes de las cuevas, son organismos que habitan en un medio subterráneo de vacíos interconectados de tamaño medio (mesocavernas y espacios menores) y que colonizan espacios del tamaño de cuevas (macrocavernas) sólo cuando éstas existen y reúnen condiciones de humedad y tróficas adecuadas. Su apreciación está basada en el estudio ecológico de zonas lávicas, donde existe un ambiente crevicular en la lava (equiparable al MSS) y cuevas lávicas, y ambos ambientes comparten la misma fauna troglobia. Estos troglobios de regiones lávicas presentan similares caracteres que los troglobios de zonas kársticas: reducción o ausencia de ojos y pigmentos, cuerpo y apéndices elongados, apterismo y reducción de sus capacidades de dispersión, mayor número y ampliación de estructuras sensoriales. El similar troglomorfo revelaría que los troglobios son simplemente organismos altamente especializados para explotar recursos en cualquier tipo de sistema subterráneo con vacíos de tamaño medio. En este ambiente la humedad relativa es alta y los pequeños espacios son menos aireados que las cuevas, por lo que habitualmente tienen altas concentraciones de dióxido de carbono y otros gases de descomposición. Igualmente los recursos tróficos son escasos y consisten en detritos de materiales orgánicos transportados por la infiltración del agua y la gravedad.

La adaptación de los troglobios al ambiente profundo de las cuevas integra un evolucionado set de caracteres morfológicos, fisiológicos y etológicos, los cuales resultan necesarios para poder explotar los recursos de este ambiente y poder desenvolverse bajo condiciones adversas. Tradicionalmente el ambiente hipógeo era considerado benigno, al menos en sus parámetros físicos, y de condiciones relativamente constantes. Su adversidad mayor era identificada como biótica y concernía a la limitada cantidad de energía trófica disponible en el ambiente profundo. Pero a ello puede agregarse su compleja disposición tri-dimensional, laberíntica y de alta humedad; ésta puede dificultar enormemente el hallazgo de alimento y de pareja reproductora; y a ello se agrega la imposibilidad de migración o escape en caso de inundación o incremento en las concentraciones de gases, como el CO₂, que

pueden alcanzar niveles subóptimos o incluso letales. De igual modo, las radiaciones producto de la desintegración de isótopos pesados frecuentemente exceden niveles peligrosos en el ambiente profundo.

Observaciones ecológicas en cuevas tropicales han mostrado que los troglobios parecen haber evolucionado a partir de formas menos especializadas que son frecuentemente accidentales en las mesocavernas (GALAN, 1995, 1996; GALAN et al, 2009). La deriva adaptativa que permite el establecimiento de una población reproductora en el ambiente profundo puede ser facilitada en el límite de la distribución de la especie por stress, iniciando la divergencia troglobia. En el límite gradacional entre los ambientes intermedio y profundo, interactúan dos factores: la disponibilidad de energía trófica habitualmente decrece y la intensidad del stress aumenta. Ello induce una más alta variación genética y fenotípica (PARSONS, 1987, 1991); los individuos que experimentan stress frecuentemente gastan más energía que los no-estresados; si la disponibilidad de alimento en esta frontera circunstancialmente es suficiente (similar a la dieta normal de la especie), los organismos colonizadores desplegarán una mayor habilidad para lidiar con el stress. Ello implica un más elevado coste energético, aumentando la selección natural para favorecer la pérdida de estructuras innecesarias (HOWARTH, 1993). Este mecanismo de feedback puede parcialmente explicar el ampliamente extendido fenómeno de las reducciones estructurales observado en muchos troglobios. PARSONS (1987, 1991) y HOFFMANN & PARSONS (1989) han hallado que la resistencia a diferentes stress ambientales son a menudo positivamente correlacionadas; una estrategia común para lidiar con condiciones adversas, en una gran variedad de organismos, consiste en la reducción de su tasa metabólica. Así, la reducida tasa metabólica que presentan los troglobios (HUPPOP, 1985) puede ser una adaptación a diversos stress, además de a la presumida resistencia al ayuno y a la anoxia. Una baja fecundidad también está asociada con los ambientes de alto stress y es una adaptación para lidiar con los costes energéticos (HOFFMANN & PARSONS, 1989). Los troglobios en general son estrategias de la K-A, en comparación con sus epígeos relativos (CULVER, 1982).

Otra pista para explicar la rápida divergencia es la neotenia. MATSUDA (1982) ha propuesto que muchas derivas adaptativas a nuevos habitats son facilitadas por neotenia inducida por stress. En su modelo, el stress ambiental afecta directamente los niveles hormonales, los cuales decrecen y retardan procesos de desarrollo, conduciendo a la expresión fenotípica de la neotenia. Estos cambios pueden entonces resultar fijados en la nueva población por asimilación genética. Dos factores facilitan el proceso: la plasticidad de responder al stress fenotípicamente es controlada siempre antes en el genotipo, y las recombinaciones y mutaciones causadas por el stress (PARSONS, 1991) pueden alterar la expresión de algunos genes, con lo cual son entonces fijados en la población por selección.

MATSUDA (1982) ha revisado la evidencia de neotenia inducida por stress en dos grupos: anfípodos talítridos y urodelos. En los anfípodos, la exposición a la luz afecta el nivel de hormonas de la glándula antenal que regulan el desarrollo. Los anfípodos terrestres que viven en la litera de hojarasca presentan caracteres neoténicos en comparación con sus ancestros que viven en ambientes más iluminados de habitats litorales. Significativamente, uno de los anfípodos talítridos más neoténicos es la forma cavernícola terrestre *Spelaeorchestia koloana*, de cuevas de Hawaii (BOUSFIELD & HOWARTH, 1976).

Otros caracteres, los cuales son fenotípicamente controlados por el ambiente, tal como el tamaño del cuerpo y el crecimiento alométrico de estructuras, pueden resultar asimilados en el genoma de un modo similar a la neotenia durante episodios de severo stress y selección (MATSUDA, 1982). Por ejemplo, el tamaño adulto en muchos arácnidos es controlado fenotípicamente por la cantidad y calidad de presas comidas durante el desarrollo. Debido a que muchos cambios en el genoma inducidos por el stress provienen de la disrupción de las reacciones enzimáticas normales en las células, muchas de estas mutaciones resultan en una pérdida o reducción de estructuras. Esto ha sido sugerido para explicar la rápida evolución de ortópteros *Caconemobius* cavernícolas de Hawaii (STONE et al., 1991), donde también ha sido indicada la evolución por neotenia del cixiido troglobio *Oliarius polyphemus* a partir del estado ninfa de un ancestro epígeo próximo (HOWARTH, 1993).

Si la adversidad del ambiente profundo es un factor determinante en la reducción de la tasa metabólica, es muy probable que ella determine diversos retardos en el desarrollo. Los troglobios a menudo presentan un largo desarrollo embrionario, un retardo en alcanzar la madurez sexual, y una extraordinaria longevidad. Estos cambios heterocrónicos afectan desigualmente a las tasas de desarrollo de diferentes partes y órganos del cuerpo, pudiendo producir rasgos neoténicos en algunos caracteres y exagerado crecimiento alométrico en otros. A la vez pueden intervenir procesos bioquímicos que modifican la acción hormonal o inhiben la acción de sustancias inductoras actuando en la morfogénesis. El mecanismo genético responsable de la expresión de algunos caracteres puede resultar entonces reprimido o inhibido. La alta integración y conservatismo de los procesos de desarrollo hace posible el cambio coordinado que se manifiesta en el troglomorfismo, el cual puede involucrar entonces cambios genéticos relativamente sencillos.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Desde un punto de vista metodológico, una de las mayores fuentes de error en el campo de la genética y la evolución (y esto podría aplicarse también a la biospeleología) ha consistido en interpretar los resultados experimentales y los derivados de la observación atribuyéndolos a una única causa, cuando en realidad se deben a muchas causas. Los fenómenos naturales, y en particular los biológicos, normalmente se encuentran afectados por diversos factores; todo lo que la ciencia experimental puede hacer es determinar las diferencias que se observan al modificar uno o más de esos parámetros; ninguno de ellos es "la" causa, con

exclusión de los otros. Es en consecuencia erróneo creer que cuando un factor desempeña determinado papel, los demás no ejercen ninguno; es decir, la deducción de conclusiones negativas partiendo de observaciones positivas; ya que muy a menudo ocurre una múltiple interacción de factores, obviamente con distinto "peso"; incluso, unos factores pueden jugar un papel predominante bajo ciertas condiciones y otros hacerlo en otras. El hecho de haber encontrado evidencia de una causa, no implica que otras no puedan ni deban tenerse en cuenta (salvo que realmente se trate de factores mutuamente excluyentes). En un ecosistema abierto y gradacional como el cavernícola y en un resultado complejo como el troglomorfo, sin duda actúan muy diversos factores que pueden operar de distinto modo en los diferentes grupos zoológicos involucrados; por ello, probablemente, la generalización en bioespeleología es una de las mayores fuentes de error.

No obstante, la repetición de los mismos fenómenos en organismos muy diversos y las conclusiones que es posible extraer del análisis comparado de faunas regionales, pueden indicar algunas grandes líneas seguidas en la evolución de los troglobios y en los cambios implicados en su troglomorfo. Este último no difiere entre troglobios templados y tropicales, y su análisis permite cuestionar algunas ideas clásicas que han sustentado hasta hace poco el desarrollo de la bioespeleología, entre ellas: el modelo alopatrico de especiación por aislamiento pasivo; el papel del glaciario como fuerza conductora del proceso de evolución troglobia; el concepto de las cavernas como entidad única; el troglomorfo como resultado de ortogénesis; la gran antigüedad filética de todos los troglobios; y la necesidad de mucho tiempo y condiciones constantes para producir los caracteres troglomorfos. La relictualidad de algunos troglobios parece emerger como un resultado histórico. La evidencia positiva puede resumirse en que: hay troglobios troglomorfos tropicales y templados, en distintas litologías, en el ambiente profundo de las cuevas ("deep cave" ambiente) y sistemas de vacíos similares a éstas, y éstos comprenden formas relictas y no-relictas cuyas proporciones relativas pueden ser explicadas por un modelo acumulativo histórico. La ocupación del ambiente profundo sigue un modelo de colonización activa, esencialmente no-alopátrico, que tiene en cuenta la zonación existente en las cuevas y la adversidad creciente del hábitat hipógeo. La existencia de ejemplos con buenas dataciones de edades absolutas en cuevas tropicales (principalmente cuevas anchihalinas -blue holes- y cuevas lávicas) demuestran que la evolución troglobia puede ser rápida. El troglomorfo aparece como un proceso adaptativo epigenético, producto de la evolución en mosaico de caracteres nuevos, que incluyen a la vez hipertrofia y reducción de estructuras, cambios fisiológicos y funcionales bajo control morfogenético, y cambios en la estrategia de vida. En el cambio morfológico a menudo operan procesos alométricos y heterocronos, particularmente procesos de neotenia asociados o inducidos por la adversidad del medio.

Al respecto, lo peculiar del ambiente profundo de las cuevas reside en que ocupa una posición extrema: es el ambiente (habitado por macrofauna) más profundamente incluido en el subsuelo de la corteza terrestre y por tanto está muy alejado de las fuentes de producción primaria de superficie. Su paralelo en el mar lo constituye el hábitat abisal de las grandes profundidades marinas. Por su carácter de hábitat extremo, la severidad de las condiciones ambientales es máxima. El troglomorfo de los seres que habitan en el ambiente profundo probablemente tenga su más sencilla explicación en las similares y fuertes presiones selectivas que reinan en este hábitat extenso y adverso, y relativamente homogéneo sin importar la latitud.

La similitud de resultados en el troglomorfo exhibido por los cavernícolas de distintos grupos zoológicos y de las más diversas regiones del globo, nos inclinan a proponer que dos grandes grupos de factores gobiernan esta alta convergencia: (1) Similares fuerzas selectivas, determinadas por la adversidad del ambiente profundo (el cual es extenso y relativamente homogéneo en sus características tróficas y físicas); y (2) Similares factores de integración en el desarrollo y en la forma, los cuales intervienen en la respuesta adaptativa de los organismos al ambiente.

El nivel de análisis tradicional para explicar el cambio morfológico en la evolución ha sido el estudio de la acción de los genes y del cambio en la frecuencia de genes. El postulado central en la genética de poblaciones es la situación de equilibrio bajo las condiciones de Hardy-Weinberg, pero ello supone un sistema cerrado; la evolución es el proceso por el cual los organismos cambian gradualmente a lo largo del tiempo, en un sistema abierto. Las mutaciones, la selección natural y la deriva genética producen cambios; los dos primeros factores actúan de manera sistemática, mientras que el último es esencialmente un proceso dispersivo, cuya dirección es por tanto imprevisible (STANSFIELD, 1984). Recientemente ha sido puesto un mayor énfasis en comprender más altos niveles de organización biológica, tales como el desarrollo y las constricciones impuestas por la historia filogenética (FUTUYMA, 1986), ya que el desarrollo es fundamentalmente epigenético y no puede ser explicado sencillamente en términos de la acción primaria de los genes.

Existe una alta discrepancia, normalmente de varios miles de genes, entre la capacidad codificante del genoma y los genes identificados en cualquier organismo, correspondiendo por tanto a funciones que aún quedan por descubrir (STANIER et al., 1996). Igualmente es muy elevada la cantidad de DNA considerado repetitivo y cuyas funciones se desconocen. Se conoce por otra parte que el 85% o más del genoma puede intervenir en los procesos de desarrollo y su expresión en los fenotipos. En consecuencia, difícilmente hoy en día -contra la normal creencia- puede un genetista determinar los mecanismos a través de los cuales las diferencias genéticas entre especies relacionadas producen diferencias en los fenotipos. Las causas, múltiples, del troglomorfo tienen su propio nivel de análisis en la ecología evolutiva y del desarrollo.

El presente trabajo es una contribución para dotar de mayor contenido empírico al cuerpo teórico de la bioespeleología, el cual muestra progresivamente un poder explicativo mayor y menos abstracto. La evolución de los cavernícolas, por su singularidad, induce a múltiples reflexiones; el ecosistema hipógeo, por su carácter simplificado, facilita la experimentación y la comprobación de hipótesis y resultados; y por todo ello aporta información para seguir avanzando.

AGRADECIMIENTOS

A los compañeros de expediciones a cuevas, con los que he compartido y debatido en diversas ocasiones aspectos biológicos abordados en este trabajo. De modo especial a Francisco F. Herrera, Angel Viloria, Ascanio Rincón, Carlos Bosque, Fernando Enrech, Gilberto Rodríguez, y Marian Nieto. Algunas ideas propuestas en otros trabajos (Galán, 2002; Galán & Herrera, 1998, 2006) han sido incluidas para permitir la comprensión del conjunto. La visión global se ha beneficiado también de conceptos debidos a Alberch (1982), Bush (1994), Howarth (1993), Futuyama (1986), y Margalef (1976), entre otros, autores con los que estoy en deuda por sus esclarecedoras orientaciones. Por último, agradezco el desinteresado apoyo de múltiples espeleólogos de instituciones tales como: Sociedad Venezolana de Espeleología (SVE), Sociedad de Ciencias Aranzadi (SCA), Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas (GBPE), Karst - Organización Argentina de Investigaciones Espeleológicas, Sociedad Espeleológica de Cuba (SEC), SEDECK - Sociedad Española de Espeleología y Ciencias del Karst.

BIBLIOGRAFIA

- ALBERCH, P. 1982. Developmental constraints in evolutionary processes. In: BONNER, J. (ed.), Evolution and development. Dahlem Conf. Report nº 20, Berlin, pp: 313-332.
- ALBERCH, P. & J. ALBERCH. 1981. Heterochronic mechanisms of morphological diversification and evolutionary change in the neotropical salamander *Bolitoglossa occidentalis* (Amphibia: Plethodontidae). *J. Morphol.*, 167: 249-264.
- ALBERCH, P. & E. GALE. 1985. A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians. *Evolution*, 39: 8-23.
- ALBERCH, P.; S: GOULD; G. OSTER & D. WAKE. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5: 296-317.
- ALLEGRUCCI, G. et al. 1982. Natural and experimental interspecific hybridization between populations of Dolichopoda cave crickets. *Experientia*, 38: 96-98.
- ATCHLEY, W. & J. RUTLEDGE. 1980. Genetic components of size and shape. I. Dynamics of components of phenotypic variability and covariability during ontogeny in the laboratory rat. *Evolution*, 34: 1161-1173.
- AVISE, J. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall, XIV, 511 pp.
- BARR, T. 1968. Cave ecology and the evolution of trogllobites. *Evolutionary Biology*, 2: 35-102.
- BESHARSHE, J. & J. HOLSINGER. 1977. *Gyrinophilus subterraneus*, a new trogllobitic salamander from Southern West Virginia. *Copeia*: 624-634.
- BOCK, W. 1959. Preadaptation and multiple evolutionary pathways. *Evolution*, 13: 194-211.
- BOUSFIELD, E. & F. HOWARTH. 1976. The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes. VIII. Terrestrial Amphipoda (Talitridae), including a new genus and species with notes on its biology. *Pacific Insects*, 17: 144-154.
- BRANDON, R. 1971. North American trogllobitic salamanders: some aspects of modification in cave habitats, with special reference to *Gyrinophilus pallescens*. *NSS Bull.*, 33: 1-22.
- BURKE, T. et al. 1991. DNA fingerprinting: approaches and applications. *Experientia*, Supplement. Basel.
- BUSH, G. 1994. Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(8): 285-288.
- CAHN, P. 1959. Comparative optic development in *Astyanax mexicanus* and two of its blind cave derivatives. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 115: 72-112.
- CHAPMAN, P. 1982. The ecology of caves in the Gunung Mulu National Park, Sarawak. *Cave Science*, 9: 142-162.
- CHAPMAN, Ph. 1986. Non-relictual cavernicolous invertebrates in tropical Asian and Australasian Caves. *Com. 9º Congr. Internac. Espeleol.*, Barcelona, 9: 155-158.
- CHRISTIANSEN, K. 1962. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca*, 2: 76-78.
- CHRISTIANSEN, K. 1985. Regressive evolution in Collembola. *NSS Bull.*, 47: 89-100.
- COINEAU, N. & C. BOUTIN. 1989. Progenesis as a process of evolution in some interstitial Crustacea. *Com. 7º Inter.Meiofauna Conf.*, Vienna. pp: 7.
- CONANT, R. 1958. A field guide to reptiles and amphibians. Houghton Mifflin, Boston.
- CULVER, D. 1982. Cave life. Evolution and ecology. Harvard Univ. Press. Cambridge. 190 pp.
- CULVER, D. & D. FONG. 1986. Why all cave animals look alike. *Stygologia*, 2: 208-216.
- CULVER, D. et al. 1990. Morphology of cave organisms - it is adaptive? *Mém. Biospéol.*, 17: 13-26.
- DANIELOPOL, D. & G. BONADUCE. 1990. The colonization of subsurface habitats by Loxoconchidae Sars and Psammocytheridae Klie. *Ostracoda and Global events, 10th Int. Symp. Ostracoda*, 1-22.
- DAWSON, W.; G. BARTHOLOMEW & A. BENNETT. 1977. A reappraisal of the aquatic specialization of the Galápagos marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Evolution*, 31: 891-897.
- DECU, V. et al. 1987. Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst. Spel. E. Racovitza & Soc. Venezol. Espeleol.*, Bucarest, 219 pp.
- DENT, J. 1968. Survey of amphibian metamorphosis. In: ETKIN & GILBERT (eds.). *Metamorphosis*. Appleton - Century - Crofts, New York, pp: 271-311.
- DHOUAILLY, D. 1973. Dermo-epidermal interactions between birds and mammals: differentiation of cutaneous appendages. *Jour. Embryol. Exp. Morphol.*, 30: 587-603.
- DOBZHANSKY, T. 1970. Genetics of the evolutionary process. Columbia University Press, New York, 505 pp.
- ELLIOTT, W. 1998. Biospeleology. The biology of caves, karsts, and groundwater. www.utexas.edu
- FISHER, R. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford, England.
- FONG, D. 1985. A quantitative genetic analysis of regressive evolution in the amphipod *Gammarus minus*. *Northwest Univ.*, Evanston, 1-90.
- FONG, D. 1988. Morphological evolution of the amphipod *Gammarus minus* in caves: quantitative genetic analysis. *Am. Midl. Nat.*, 121: 361-378.
- FRAZZETTA, T. 1975. Complex adaptations in evolving populations. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- FROST, D. & D. HILLIS. 1990. Species in concept and practice: Herpetological applications. *Herpetologica*, 46: 87-104.
- FUTUYAMA, D. 1986. *Evolutionary Biology*. Second Edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, 600 pp.
- GALAN, C. 1993. Fauna hipógea de Gipuzkoa: su ecología, biogeografía y evolución. *Munibe (Cienc. Nat.)*, S.C. Aranzadi, 45: 1-163.
- GALAN, C. 1995. Fauna troglobia de Venezuela: sinopsis, biología, ambiente, distribución y evolución. *Bol. Soc. Venez. Espeleol.*, 29: 2-38.

- GALAN, C. 1996. Notas sobre la fauna cavernícola del norte de Bahía, Brasil. *Bol. Soc. Venez. Espeleol.*, 30: 14-20.
- GALAN, C. 1999. Comparación entre la Fauna Cavernícola de regiones Templadas y Tropicales (con especial énfasis en la fauna de Navarra y fauna Neotropical): Un nuevo modelo sobre la Ecología y Evolución de los animales cavernícolas. Gobierno de Navarra, Dpto. Obras Públicas, Pamplona, Inf. inédito, 32 pp.
- GALAN, C. 2001. Nueva especie cavernícola de Thysanura Nicoletiidae de la Toca da Boa Vista (Estado de Bahia, Brasil). *Bol. Soc. Venez. Espeleol.*, 35: 13-19.
- GALAN, C. 2002. Biodiversidad, cambio y evolución de la fauna cavernícola del País Vasco. Gobierno Vasco, Dpto. Medio Ambiente, Viceconsejería de Ordenación del Territorio y Biodiversidad: 56 pp, 17 fig, 20 lám. color + Página web SCA, Archivo PDF: 46 pp.
- GALAN, C. & F. HERRERA. 1998. Fauna cavernícola: ambiente y evolución (Cave fauna: environment and evolution). *Bol. Soc. Venez. Espeleol.*, 32: 13-43.
- GALAN, C. & F. HERRERA. 2006. Fauna cavernícola de Venezuela: una revisión. *Bol. Soc. Venez. Espeleol.*, 40: 39-57.
- GALAN, C.; F. HERRERA & A. RINCON. 2008. Fauna Cavernícola de la Cueva de Los Laureles (Sierra de Perijá, Venezuela): Capturas directas, Ecología, Diversidad y hallazgo de alto número de especies troglóbias. IVIC, Centro de Ecología, Inf.ind.: 12 pp. Comunicaciones, VIII Jornadas Venezol. Espeleol., Ivic, Caracas. + Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 30 pp + Pag web Cota0.com
- GALAN, C.; F. F. HERRERA; A. RINCON & M. LEIS. 2009. Ecología, Biomasa y Biodiversidad de la Cueva Grande de Anton Göering (karst de Mata de Mango, estado Monagas, Venezuela). *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 42: 19 pp. + Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 47 pp.
- GALAN, C.; F. HERRERA; A. RINCON & M. LEIS. 2009. Diversidad de la fauna cavernícola de los karsts en caliza del norte de Venezuela. *Bol.SVE*, 43: 14 pp + Reedit. con ilustraciones en: Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 31 pp.
- GERHART, J. et al., 1982. The cellular basis of morphogenetic change: group report. In: BONNER, J. (ed.), *Evolution and development*. Springer-Verlag, Berlin. pp: 87-114.
- GOLDSCHMIDT, R. 1938. *Physiological genetics*. McGraw-Hill, New York.
- GOLDSCHMIDT, R. 1940. *The material basis of evolution*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- GOODMAN, M. 1982. *Macromolecular sequences in Systematic and Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York.
- GOULD, S. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.*, 41: 587-680.
- GOULD, S. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- GOULD, S. & E. VBRA. 1982. Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8: 4-15.
- GREENSLADE, P. 1983. Adversity selection and the habitat templet. *Amer.Natur.*, 122: 352-365.
- GUERRANT, E. 1982. Neotenic evolution of *Delphinium nudicaule* (Ranunculaceae): a hummingbird pollinated larkspur. *Evolution*, 36: 699-712.
- HALL, B. 1984. Developmental mechanisms underlying the formation of atavisms. *Biol. Rev.*, 59: 89-124.
- HAMPE, A. 1960. La compétition entre les éléments osseux du zeugopode de poulet. *Jour. Embryol. Exp. Morphol.*, 8: 241-245.
- HANKEN, J. 1984. Miniaturization and its effect on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia: Plethodontidae). I. Osteological variation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 23: 55-75.
- HERRERA, F.; A. RINCON; C. GALAN & M. LEIS. 2009. Biomasa y Biodiversidad de la fauna cavernícola de la cueva Coy-coy de Uria (Falcón, Venezuela). *Bol.SVE*, 43: 14 pp. + Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 24 pp.
- HOBBS, H. et al. 1977. A review of the troglöbitic decapod crustaceans of the Americas. *Smithsonian Contrib.Zool.*, 244: 1-183.
- HOFFMANN, A. & P. PARSONS. 1989. An integrated approach to environmental stress tolerance and life-history variation: desiccation tolerance in *Drosophila*. *Biol.Journ.Linnean Soc.*, 37: 117-136.
- HOWARTH, F. 1983. Ecology of cave arthropods. *Ann.Rev.Entomol.*, 28: 365-389.
- HOWARTH, F. 1986. The tropical cave environment and the evolution of troglöbites. 9º Congres.Internat.Espeleol., Comunicaciones. Barcelona, pp: 153-155.
- HOWARTH, F. 1993. High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabiting arthropods. *American Naturalist*, 142: S65-S77.
- HÜPPOP, K. 1985. The role of metabolism in the evolution of cave animals. *NSS Bull.*, 47: 71-77.
- HÜPPOP, K. 1986. Oxygen consumption of *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces): a comparison of epigeal and hypogean populations. *Environ.Biol.Fishes*, 17(4): 200-308.
- HUXLEY, J. 1932. *Problems of relative growth*. MacVeagh, London. (Second edition 1972, Dover, New York).
- ILIFFE, T. 2001. Anchioline caves and cave fauna of the world. www.cavebiology.org
- JEANNEL, R. 1950. La marche de l'évolution. *Publ. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris*, 15.
- JERISON, H. 1973. *Evolution of the brain and intelligence*. Academic Press, New York.
- KANE, T. & D. CULVER. 1991. The evolution of troglöbites: *Gammarus minus* (Amphipoda: Gammaridae) as a case study. *Mém.Biospéol.*, 18: 3-14.
- KIMURA, M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge Univ.Press, New York.
- KOLLAR, E. & C. FISHER. 1980. Tooth induction in chick epithelium: expression of quiescent genes for enamel synthesis. *Science*, 207: 993-995.
- LEVIN, D. 1983. Polyploidy and novelty in flowering plants. *Amer. Natur.*, 122: 1-25.
- MAGNIEZ, G. 1985. Regressive evolution in Stenasellids (Crustacea, Isopoda, Asellota, of underground waters). *NSS Bull.*, 47: 118-122.
- MARGALEF, R. 1976. Paralelismo entre la vida de las cavernas y la de las grandes profundidades marinas. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares*, 21: 10-20.
- MATSUDA, R. 1982. The evolutionary process in talitrid amphipods and salamanders in changing environments, with a discussion of "genetic assimilation" and some other evolutionary concepts. *Canadian Journ. Zool.*, 60: 733-749.
- MAYNARD SMITH, J. 1983. The genetics of stasis and punctuation. *Annu. Rev. Genet.*, 17: 11-25.
- MAYNARD SMITH, J. et al. 1985. Developmental constraints and evolution. *Quart. Rev. Biol.*, 60: 265-287.
- MAYR, E. 1960. The emergence of evolutionary novelties. In: TAX, S. (ed.). *The evolution of life*. Univ. Chicago Press, Chicago, pp: 349-380.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press. Cambridge. 797 pp.
- MAYR, E. 1983. *Towards a new philosophy of biology observations of an evolutionist*. Harvard Univ.Press, 12 pp.
- MITCHELL, R. 1969. A comparison of temperate and tropical cave communities. *Southwest.Naturalist*, 14: 73-88.
- MURRAY, J. 1981. A pre-pattern formation mechanism for animal coat markings. *J. Theor. Biol.*, 88: 161-199.
- MIYAMOTO, M. & M. GOODMAN. 1986. Biomolecular systematics of Eutherian Mammals: phylogenetic pattern and classification. *Systematic Zool.*, 35: 230-240.
- NEI, M. 1975. *Molecular Population Genetics and Evolution*. Amsterdam.
- NOBLE, G. 1931. *The biology of the Amphibia*. McGraw-Hill, New York.
- OLSON, E. & R. MILLER. 1958. *Morphological integration*. University of Chicago Press, Chicago.

- ORGHIDAN, T. et al. 1977. Résultats des expéditions biospéologiques Cubano-Roumaines à Cuba. 2. Editura Acad. Rep. Soc. Romania, Bucuresti. 420 pp.
- PARSONS, P. 1987. Evolutionary rates under environmental stress. *Evolutionary Biology*, 21: 311-347.
- PARSONS, P. 1991. Evolutionary rates: stress and species boundaries. *Ann.Rev.Ecol.System.*, 22: 1-18.
- PARZEFALL, J. 1986. On the heredity of behaviour patterns in cave animals and their epigeal relatives. *NSS Bull.*, 47: 128-135.
- PATTERSON, C. 1987. *Molecules and Morphology in evolution: conflict or compromise?* Cambridge Univ. Press.
- PECK, S. 1986. Evolution of adult morphology and life-history characters in cavernicolous Ptomophagus beetles. *Evol.*, 40(5): 1021-1030.
- POULSON, T. 1963. Cave adaptation in amblyopsid fishes. *Am.Mid.Nat.*, 70: 257-290.
- POULSON, T. 1981. Variation in life history of Linyphiid cave spiders. *Proc. 7^o Int.Congr.Speol.*, 60-62.
- RACOVITZA, E. 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. *Arch.Zool.exp.et gen. (Biospeologica I)*, 4e série, 6: 371-488.
- RAFF, R. & T. KAUFMAN. 1983. Embryos, genes, and evolution: the developmental-genetic basis of evolutionary change. Macmillan, New York.
- RAUP, D. 1962. Computer as aid in describing form in gastropod shells. *Science*, 138: 150-152.
- RAUP, D. 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *J. Paleontol.*, 40: 1178-1190.
- RAUP, D. & S. GOULD. 1974. Stochastic simulation and evolution of morphology - towards a nomothetic paleontology. *Syst. Zool.*, 23: 305-322.
- RIEDL, R. 1977. A systems-analytical approach to macroevolutionary phenomena. *Quart. Rev. Biol.*, 52: 351-370.
- RIEDL, R. 1978. Order in living organisms: A systems analysis of evolution. (English edition 1978, trans. R. Jeffries). Wiley, New York.
- RISKA, B. & W. ATCHLEY. 1985. Genetics of growth predicts patterns of brain-size evolution. *Science*, 229: 668-671.
- RODRIGUEZ, G. & C. BOSQUE. 1990. A stygobiont crab, *Chaceus caecus* n.sp., and its related stygophile species, *Chaceus motiloni*, Rodríguez 1980 (Crustacea, Decapoda, Pseudothelphusidae) from a cave in the Cordillera de Perijá, Venezuela. *Mém.Biospéol.*, 17: 127-134.
- RODRIGUEZ, G. & F. HERRERA. 1994. A new troglophilic crab, *Chaceus turikensis*, from Venezuela, and additional notes on the stygobiont crab *Chaceus caecus*, Rodríguez & Bosque 1990 (Decapoda, Brachyura: Pseudothelphusidae). *Mém.Biospéol.*, 21: 121-128.
- ROMER, A. 1956. *Osteology of the reptiles.* University of Chicago Press, Chicago.
- ROMERO, A. 1985. Can evolution regress? *NSS Bull.*, 47(2): 86-88.
- SBORDONI, V. 1980. Strategie adattative negli animali cavernicoli: uno studio di genetica ed ecologia di popolazione. *Proc. Acad. Nat. Lincei*, 51: 61-100.
- SCHINDEWOLF, O. 1936. *Paleontologie, Entwicklungslehre, und Genetik.* Bornträger, Berlin.
- SCHMINKE, H. 1981. Adaptation of Bathynellacea to life in the interstitial (Zoea theory). *Int.Rev.ges.Hydrobiol.*, 66(4): 575-637.
- SIBLEY, C. & J. AHLQUIST. 1986. Reconstructing Bird Phylogeny by comparing DNAs. *Scientific American* 254(2): 82-92.
- SKET, B. 1985. Why all cave animals do not alike: A discussion on adaptive value of reduction processes. *NNSS Bull.*, 47(2): 78-85.
- SONDHI, K. 1963. The biological foundations of animal patterns. *Quart. Rev. Biol.*, 38: 289-327.
- STANSFIELD, W. 1984. *Genética.* 2ª Edición. McGraw-Hill, México, 405 pp.
- STANIER, R.; J. INGRAHAM; M. WHEELIS & P. PAINTER. 1996. *Microbiología (Segunda Edición).* Ed.Reverté, Barcelona, 750 pp.
- STERN, C. 1968. *Genetic mosaics and other essays.* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- STONE, F.; P. AYE & O. NAKASATO. 1991. Chromosomal changes in relation to rapid evolution of Hawaiian crickets in the genus *Caconemobius*. Abstracts XVII Pacific Science Congress, Honolulu, p.132.
- THEILHARD DE CHARDIN, P. 1959. *The phenomenon of man.* Ed. Harper & Row, New York.
- TOMPKINS, R. 1978. Genic control of axolotl metamorphosis. *Amer. Zool.*, 18: 313-319.
- TURING, A. 1952. The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, (B)* 237: 37-72.
- VANDEL, A. 1965. *Biospeleology: The Biology of Cavernicolous Animals.* Pergamon Press, Oxford, 524 p.
- WADDINGTON, C. 1956. *Principles of embryology.* Allen and Unwin, London.
- WESSELS, N. 1982. A catalogue of processes responsible for metazoan morphogenesis. In: J. BONNER (ed.), *Evolution and development.* Springer-Verlag, Berlin, pp: 115-154.
- WESTHEIDE, W. 1987. Progenesis as a principle in meiofauna evolution. *Jour.Nat.Hist.*, London, 21: 843-854.
- WILKENS, H. 1971. Genetic interpretation of regressive evolutionary processes: Studies on hybrid eyes of two *Astyanax* cave populations (Characidae, Pisces). *Evolution*, 25: 530-544.
- WILKENS, H. 1986. The tempo of regressive evolution: studies of the eye reduction in stygobiont fishes and decapod crustaceans of the Gulf coast and West Atlantic region. *Stygologia*, 2: 130-143.
- WILKENS, H. 1987. Genetic analysis of evolutionary processes. *Int. J. Speol.*, 16(1-2): 33-57.
- WILKENS, H.; N. PETERS & C. SCHEMMEL. 1979. Gesetzma Bigkten der regressiven Evolution. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 79: 123-140.
- WILLIAMS, N. 1984. An apparent disjunction between the evolution of form and substance in the genus *Tetrahymena*. *Evolution*, 38: 25-33.
- WILSON, A. et al. 1974. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. *Proceed. Nation. Acad. Sc. USA*, 71(7): 2843-2847.
- WOLPERT, L. 1982. Pattern formation and change. In: J. BONNER (ed.). *Evolution and development.* Springer-Verlag, Berlin, pp: 169-188.
- WRIGHT, S. 1982. Character change, speciation, and the higher taxa. *Evolution*, 36: 427-443.

Nota final: Para no hacer excesivamente extenso el manuscrito, nos hemos centrado en describir los aspectos principales del cambio morfológico implicados en la evolución troglobia. Pero el lector puede encontrar un tratamiento más detallado de otros temas relevantes relacionados, tales como zonación del habitat hipogeo, condiciones adversas del ambiente profundo de las cuevas, mecanismos de especiación sympátrica en cavernícolas, y redefinición de la clasificación clásica Schiner-Racovitza, en otros trabajos en esta web. Recomendamos especialmente Galán & Herrera (1998). Una visión global de la biología y ecología de la fauna cavernícola aparece en Galán (1993). Diversos trabajos sobre ecología comparada de fauna cavernícola de zonas tropicales y templadas ha sido expuestos en Galán (1995, 1999), Galán & Herrera (2006), Galán et al. (2008, 2009), Herrera et al. (2009).