

# HOLMBERGIA

revista  
del centro  
de estudiantes  
de ciencias naturales

TOMO VI

MARZO 1959

NUMERO 14

## SUMARIO

EDITORIAL .....	1
E. H. RAPOPORT, Problemas acerca del origen de la vida .....	3
JORGE E. WRIGHT, La evolución del basidio .....	19
OSVALDO A. REIG, La celebración Darwinista. Antecedentes Nacionales y responsabilidad presente .....	29
VÍCTOR GARCÍA, Embriogénesis y Filogenia .....	37
KONSTANTIN GAVRILOV, Nuevas ideas sobre la megaevolución .....	49
J. PABLO BOZZINI, Cien años de teoría de la selección Natural .....	71
RICHARD B. GOLDSCHMIDT, La evolución vista por un genéticoista .....	85
COMENTARIOS BIBLIOGRÁFICOS .....	107

PERU 222

BUENOS AIRES

ARGENTINA

# CENTRO ESTUDIANTES DE CIENCIAS NATURALES

FEDERACION UNIVERSITARIA DE BUENOS AIRES

---

## COMISION DIRECTIVA

*Presidente* : Guillermo Sarmiento

*Vicepresidente* : José Manuel Calvelo

*Secretario* : Pedro Cuello

*Secretaria de actas* : Lidia Pizzini

*Tesorero* : Juan Carlos Giacchi

*Dirección de Holmbergia* : Renata Wulff, María Luisa Rossini,  
Ricardo A. Romanelli, Herman H. Lauría.

*Comisión asesora* : Dr. F. G. Bonorino, Ing. E. Favret, Lic. V.  
García, Dr. A. Herrera, Ing. N. J. Palleroni, Sr. O. Reig, Dr. R.  
A. Ringuélet, Dr. J. Wright.

Perú 222 - Buenos Aires - Argentina

---

Subscripción anual en el extranjero : 4,00 dólares.

Yearly subscription abroad : 4,00 dollars.

Ruégase enviar toda la correspondencia científica, administrativa  
y canjes a : HOLMBERGIA, Perú 222 - Buenos Aires - Argentina.

Please send all scientific and administrative correspondance and  
changes of address to : HOLMBERGIA, Perú 222 - Buenos Aires -  
Argentina.

---

En la República Argentina

Precio del número \$ 25,— m/u. — Subscripción anual \$ 100,— m/u.

# HOLMBERGIA

REVISTA DEL CENTRO  
DE ESTUDIANTES DE CIENCIAS NATURALES

---

TOMO VI

MARZO 1959

NUM. 14

---

## EDITORIAL

La importancia que han adquirido en nuestro país las publicaciones especializadas sobre Ciencias Naturales contrasta con la ausencia de una revista orientadora que encare la problemática general de las distintas disciplinas y sea órgano de difusión y polémica de las modernas corrientes científicas.

HOLMBERGIA ha decidido tomar este camino y cumplir así una función de estímulo en nuestro medio y de conocimiento en el exterior de las inquietudes de nuestros valores científicos. Para ello alienta a los jóvenes investigadores, y a los ya consagrados, a prestar su inestimable colaboración para formar un núcleo activo que conduzca a la renovación y superación de las Ciencias Naturales que el país necesita.

Como punto de partida y en homenaje a Carlos Darwin en el centenario de la publicación de *El Origen de las Especies*, dedicamos este número a problemas de evolución biológica.

LA DIRECCIÓN

*Nuestro reconocimiento especial a la eficaz labor de nuestro compañero Pablo E. Amati, hoy licenciado, quien pese a las dificultades económicas, hizo posible la aparición de los cuatro últimos números de HOLMBERGIA. Agradecemos también la contribución de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales que nos ha ayudado a superar en parte los problemas de financiación de la revista.*

## Problemas acerca del origen de la vida

Por E. H. RAPOPORT \*

ABSTRACT.—The belief held by some authors that the problem of the origin of life, and its experimental reproduction in the laboratory, will be solved soon, is erroneous. The main barrier lies in the fact that the biologist still does not know what the vital phenomenon is. But this barrier is more artificial than real; biology has accumulated sufficient knowledge as to offer a satisfactory definition. In other words, it has become necessary to decide what living matter is and how it differs from inert matter. The solution of this problem lies in stripping living matter of those properties that are not elementary but acquired by evolution, and are not necessary for its definition. On the basis of previous work, the author suggest here to identify the concept of living matter with nucleic acids and that of biogenerative system, or primitive sea, with protoplasm.

Reasons are offered to support this working hypothesis, and ideas on the possible aridity of Precambrian continents and some concepts of methodology are presented.

Desde hace unos pocos años existe el convencimiento, entre los biólogos y bioquímicos, de que el problema del origen de la vida tendrá pronta solución. En efecto, esa es la impresión que uno obtiene después de leer las actas del "Symposium sobre el origen de la vida en la Tierra", realizado en 1957 en Moscú. Los progresos han sido substanciales, ya se tienen en mano algunas teorías químicas bastante satisfactorias, y ya se han sintetizado sustancias complejas que hasta hace poco tiempo se consideraban producto exclusivo de la actividad biológica. Sin embargo, pese a ello, el biólogo suspicaz debe estar prevenido ante el desarrollo futuro de los acontecimientos, y pronosticar en lo posible las situaciones que deberá afrontar. En ese sentido quizás no sería des-

\* Profesor de Zoología y director del Instituto de Edafología e Hidrología de la Universidad Nacional del Sur.

acertado suponer que la primera valla lo constituirá el decidir a ciencia cierta cuándo se ha sintetizado materia viva en el laboratorio. Situación ésta muy parecida por la que pasaron los viejos biogenistas, quienes, elegante o burdamente, creyeron fabricar el protoplasma mediante cristales, gotitas de aceite u otros artificios. Ellos repitieron en el laboratorio algunos fenómenos físicoquímicos observables en los seres vivos: el crecimiento, la reproducción, el movimiento ameboidal, pero ¿qué ideas tenían acerca de las diferencias entre lo vivo y lo no vivo? Es quizás trivial decirlo, pero cuando un químico desea sintetizar una substancia, sabe de antemano su composición, o por lo menos sus propiedades, como para darse cuenta cuándo ha logrado fabricarla. Pero en el caso especial de la biología no se ha decidido con exactitud qué es la materia viva, vale decir, que por ausencia de una definición estricta, quienes buscan su síntesis no la lograrán jamás. Porque es artificiosa y perjudicial la posición de aquellos que creen que la materia viva es todo aquello que nace, crece, se reproduce y muere, que tiene irritabilidad, que asimila y desasimila, que se adapta, que evoluciona, que tiene una forma más o menos permanente y que la transmite a su descendencia, que tiene un comportamiento dado, etc. Si bien algunas veces este concepto es útil, ya que nos permite determinar que un eucalipto y un perro son seres vivientes, mientras que una piedra no, no es lo suficientemente estricto como para ser aplicado en los casos dudosos y fronterizos. Ha llegado el momento en que el biólogo debe hilar muy fino, y el basto cordel con que cuenta no se lo permite.

En efecto, este concepto heurístico de lo vivo es inservible, en primer lugar porque al presente cada una de las llamadas "propiedades elementales" de los seres vivos ha sido posible reproducirla en laboratorio mediante reacciones químicas, procesos físico-químicos, dispositivos eléctricos y mecánicos. No es necesario insistir sobre lo que ya está ampliamente descrito en cualquier libro de cibernética. Claro está, se podrá argüir que si bien se han podido reproducir cada una de las funciones elementales de los seres vivos, por separado, no se ha logrado obtener al presente un cuerpo o máquina que las reúna todas al mismo tiempo. Pero este argumento nos puede llevar a dos situaciones: que dentro de diez o veinte años se llegue a fabricar (o diseñar) un objeto o máquina así complejo, cosa que no es extremadamente improbable, o que

en caso de que el hombre se reconozca impotente, se verá obligado a volver al organicismo u holismo, etapa importante de la epistemología biológica, pero que hasta el presente no nos ha ayudado a solucionar el problema central a que nos referimos. Esto es, tendríamos que reconocer que en el fenómeno viviente hay un juego especial, un arreglo de las partes u organización que no es la mera suma de las propiedades de sus componentes. En otras palabras, volveríamos a concebir la vida como un juego de propiedades que dan emergencia a otras, como un complejo misterioso e inaccesible al investigador, ya que no se puede estudiar sin destruir, no se pueden aislar sus partes sin desarticular su maravillosa organización. En un párrafo Bertalanffy (1956) sintetiza esta manera de encarar el problema: "No podemos hablar de una "substancia viviente" en el mismo sentido en que existen el hierro, la sal o la albúmina como sustancias definidas. No podemos hablar de "vida" en el sentido de una fuerza o energía que es propia de cualquier substancia natural o le puede ser comunicada, como por ejemplo fuerza de gravedad o electricidad. Por el contrario, encontramos que la aparición de la vida está indicada por signos tales como metabolismo, crecimiento, reproducción, herencia, respuesta a los estímulos, motilidad; exclusivamente en sistemas particulares y complicados que denominamos organismos vivientes". Tampoco este concepto heurístico es adecuado, ya que nos presenta el fenómeno de la vida como algo excepcionalmente complicado. Adjudica a lo viviente un conjunto de propiedades, que son las que observa el biólogo a diario, pero ¿se ha analizado la necesidad lógica de cada una de esas propiedades? ¿Podrá ser el fenómeno de lo vivo un fenómeno más simple de lo que creemos? En efecto, es más fácil suponer que la primera o primeras gotitas de material viviente que aparecieron en nuestro planeta debían ser más simples que un protozoario o que un bacterio. Estos encierran en sí toda una evolución que ha debido durar muchos millones de años. La complejidad que los organicistas asignan al fenómeno viviente ha llegado a atemorizar a los biólogos. Es útil incluir un párrafo de Wald (1958), que resume el atolladero a que nos ha conducido un planteamiento así, que ha convertido el problema central de la biología en algo realmente inatacable e insoluble: "Hace mucho tiempo que los biólogos se han convencido de la inutilidad de definir la vida. El problema que apareja cualquier de-

finición es que uno siempre construye un modelo que satisface la definición, y que claramente no está vivo”.

Volviendo a lo que dijéramos antes, el experimentador no está en condiciones de decir cuándo ha logrado sintetizar la vida por cuanto carece de una definición de la misma. Aparte de ello, como hemos señalado, no es justo pedirle que fabrique un protozooario, ni mucho menos un pez o un árbol para que nosotros reconozcamos que él realmente solucionó el problema del origen de la vida. Supongamos por un momento que la diferencia entre lo vivo y lo no vivo no sea tajante, entre niveles distintos de organización, sino una escala gradual y paulatina. Es entonces imperativo establecer una definición y atenerse a ella, establecer una especie de mojón para guiarnos y tomar puntos de referencia. Por supuesto, como sucede con todas las fronteras, los mojones pueden ser colocados muy arbitrariamente, pero fundamentalmente obedecen a un acuerdo, obtenido amistosamente o por la violencia, que a veces puede cambiarse de sitio, pero que establece para bien de todos un límite. Existe una escala ininterrumpida de sonidos, pero si no existiera un acuerdo en separarlos por octavas y por notas, no sería posible escribir música. En física se trabaja también sobre la base de acuerdos, hay patrones para medir longitudes, pesos, temperatura, fuerzas, corriente eléctrica, etc. Vale decir que en biología también es imperioso establecer definiciones y atenerse a ellas, para poder seguir trabajando. Al igual que en las fronteras, dichas definiciones pueden ser cambiadas por otras cuando no se atengan a las necesidades. Pero mejor que con las fronteras, dichas definiciones deberán salir de principios lógicos y no circunstanciales. Un hecho que hay que hacer resaltar es que la física, con muchos menos datos observacionales y experimentales que la biología, ha logrado una unificación notablemente más estricta que ésta. Se han inventado teorías y luego se ha verificado su validez y utilidad, lo que ha permitido avanzar no a la manera de un topo sino a grandes saltos. Los detallistas se encargan luego de unir ambos extremos del puente pero lo fundamental es que se ha logrado cruzar en gran medida la barrera de los conocimientos empíricos, y se sigue progresando aceleradamente. En biología, por el contrario, las teorías generales son excepcionalmente raras y su ausencia se hace notar en la desconexión de los datos ofrecidos por sus ramas especializadas y la falta, hasta nuestros días, de un concep-

to unificado sobre el fenómeno de lo vivo. De hecho, para el caso que planteamos, necesitamos una definición no al estilo de las ofrecidas por la taxonomía, que utiliza conjuntos de caracteres, sino una provista de muy pocos requisitos o — mejor — de uno solo, necesario y suficiente.

La teoría organicista es útil, e imprescindible, para comprender la emergencia de nuevas propiedades al nivel de los seres organizados. Pero el error de algunos organicistas, como también lo sostiene Sommerhoff (p. 13), es el de creer que con la simple enunciación del hecho está resuelto el problema. Aparte de que no necesariamente debe de haber un solo nivel integrativo de organización entre la materia inerte y la animada, es necesario entender que probablemente gran parte de la dificultad reside en la falta de acuerdos y en los disturbios provocados por el uso indebido de nuestro lenguaje. El fenómeno viviente puede compararse al de un libro que da toda la información requerida para fabricar otro libro. En ese sentido Rashevsky claramente dice que la extensión de tal libro depende de los materiales que provea el medio. Si se posee un linotipo, papel, tintas, etc., el libro será relativamente corto. En cambio si para su fabricación deberá partirse de la pulpa de madera, métodos de extracción de los metales y química de los pigmentos, entonces ya no será un libro sino toda una biblioteca. Los organismos son complejos justamente en la medida que el medio les provea todo lo que necesiten en forma directa o indirecta. Los primeros organismos tenían todo a su disposición, y no necesariamente debieron de ser muy complicados. En otras palabras su "contenido en información" era menor. Quiere decir que la complejidad que hoy reconocemos en ellos es quizás superflua e innecesaria para iniciar su interpretación.

Planteémonos por un momento los hechos que tuvieron que acontecer en nuestro planeta poco antes, y durante la aparición de la vida. Perdida la primera atmósfera, compuesta probablemente por H y He, otros gases vinieron a reemplazarla. La constitución de esta segunda atmósfera habría sido de  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2$  y  $\text{SH}_2$  (Lord Kelvin), o  $\text{CH}_4$ ,  $\text{NH}_3$  y  $\text{CO}_2$  (Oparin) o H,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ , SH, CO, Ar, Kr y Ze (Dauvillier, Urey y otros). Por acción de las descargas eléctricas atmosféricas, de la luz (especialmente ultravioletas) y radiactividad, esos gases condujeron a la formación de diversas sustancias orgánicas, que fueron disolviéndose en el mar

o acumulándose sobre los continentes. Este aserto se basa en el hecho que, repitiéndose en laboratorio las condiciones que imperaron en aquel entonces (gases o sales inorgánicas, y descargas eléctricas o distintos tipos de radiaciones) se han obtenido muy diversas sustancias como aminoácidos, ácido fórmico, acético, propiónico, láctico, succínico, hidroxibutírico, urea y muchas otras más (Müller). Cada vez que se dan las condiciones apropiadas se forman, sin necesidad de actividad biológica alguna, muy complejas y variadas moléculas orgánicas.

Los continentes deben de haber aportado cierta cantidad de sustancias orgánicas, aunque probablemente sólo en sus bordes, ya que difícilmente tendrían suficiente humedad, y lluvias para ser lavadas y transportadas, en su interior. En efecto, las grandes extensiones denudadas y carentes de vegetación —como lo son los grandes desiertos actuales— no permiten la formación de nubes cumuloformes capaces de precipitar<sup>1</sup>. Las lluvias habrían sido principalmente costeras, y recién mucho tiempo después la dispersión y conquista del ambiente terrestre por las plantas determinó un más o menos brusco cambio climático. El reemplazo de los gases de la segunda atmósfera por el nitrógeno y oxígeno comenzó con anterioridad a esta etapa, por acción de los vegetales acuáticos. Un dato sugestivo, que pareciera corroborar esta hipótesis, es que los cálculos de la edad de la tierra sobre la base de la cantidad de sales existentes en el mar y el aporte de los ríos, arrojan cifras inferiores a los basados en la desintegración de los elementos radiactivos. Como si el lavaje de los continentes hubiera comenzado tardíamente en la historia geológica de nuestro planeta.

Indudablemente un factor importante para la aparición de la vida debió haber sido la suficiente concentración de las sustancias orgánicas e inorgánicas disueltas o dispersas. Bernal (1952) sugirió dos caminos posibles: en lagunas costeras, por aporte de aguas marinas y consecuente evaporación, o por absorción sobre las arcillas de los fondos poco profundos. Él prefirió esta última posibilidad, dado que estos minerales, aparte sus propiedades adsorbentes, son buenos catalizadores y podrían jugar algún papel en la

<sup>1</sup> Esta hipótesis sobre la aridez de los continentes precámbricos ha sido originalmente concebida por O. Rapoport.

orientación de ciertas moléculas a tomar formas características<sup>1</sup>. Akabori (1957) ha confirmado esta suposición. Allí, o en las lagunas costeras, debieron concentrarse las sustancias nutritivas hasta convertirse en un verdadero caldo de cultivo, que contenía, además, el material prebiológico o previviente. Este material, destinado a constituir la molécula viviente, y que presupone de por sí toda una evolución química, es una necesidad lógica para poder comprender la aparición de la vida en la Tierra (si descartamos las hipótesis sobre la panspermia). En tal sentido, no sería descabado suponer que la vida apareció bastante después de la etapa de síntesis orgánicas espontáneas, vale decir, cuando desaparecieron en suficiente medida los gases tóxicos existentes en la atmósfera, tales como el amoníaco y ácido cianhídrico, y los productos intermediarios, como el aldehído fórmico y otros.

En un momento dado, por multitud de factores sucesivos o coincidentes, o ambos, apareció la primera partícula viviente. Es aquí donde debemos prescindir de todos nuestros prejuicios, originados en la observación de la naturaleza en su estado actual. No sería correcto considerar esa partícula viviente como un individuo, o un ser organizado y complejo. No podemos asignarle una forma determinada, con sus estructuras correspondientes, ni siquiera concebirla como una célula, ya que ésta constituye en sí un refinado producto de la evolución. Menos riesgoso sería considerarla —volviendo al concepto de algunos viejos autores— como una sustancia o materia viva, totalmente desprovista de individualidad<sup>2</sup>. Vale decir, pudo existir una tonelada, o un kilogramo, o un miligramo de materia viva capaz de manifestarse como tal hasta el límite molecular.

Llamemos *factores biogenerativos* a todos aquellos que contribuyeron a la formación de la materia viva. Representémoslos en un sistema de coordenadas; por ejemplo, solubilidad de los gases en el agua de mar en función de la temperatura y presión, pH en relación con la cantidad de distintas sales y gases, cantidad de sub-

<sup>1</sup> Goldschmidt atribuye al cuarzo, y posiblemente otros minerales como la apatita, calcita y aragonita, y también cristales de hielo, la propiedad de orientar las moléculas orgánicas adsorbidas hacia síntesis asimétricas características de los compuestos vivientes. Un rol semejante es atribuido al grafito por Arcos, M. y Arcos, J. C.

<sup>2</sup> Entiéndase como individualidad biológica, no química.

tancias orgánicas respecto de la intensidad de los diferentes tipos de energía radiante y porcentaje de gases, etc. Tendremos sobre el papel un gráfico bastante complejo<sup>1</sup>, lleno de líneas cruzadas en todas las direcciones. Ahora bien, cada factor biogenerativo aislado tiene una amplitud de variación muy grande, y sólo es biogenerativo dentro de ciertas cotas, a las que llamaremos *intervalo crítico*. Según el estado actual de nuestros conocimientos, estamos en condiciones de decir, con cierta aproximación, los intervalos críticos de los distintos factores, dentro de los cuales pudo haberse formado la materia viva. Así, por ejemplo, la temperatura puede ir de  $-273^{\circ}\text{C}$  hasta millones de grados, pero su intervalo crítico oscila sólo entre  $0-100^{\circ}\text{C}$ , el pH probablemente entre 5-9, y así sucesivamente con los restantes. La radiactividad y los rayos cósmicos tienen también valores máximos, por arriba de los cuales ya no pueden existir las proteínas. En ese gráfico el conjunto de los intervalos críticos deja delimitada una zona de variación, dentro de la cual puede formarse materia viva, a la que denominaremos *sistema biogenerativo* (SBG).

Suponemos que en un momento dado en la historia de nuestro planeta quedó integrado el SBG y comenzó a formarse materia viva. Esto es lo que corrientemente se denomina "formación espontánea de materia viva en el mar primitivo". Pero si uno solo de los factores biogenerativos hubiera salido de su intervalo crítico se habría consecuentemente dislocado el SBG, no pudiendo formarse más materia viva. En otras palabras, descartamos la posibilidad de que existiera más de un SBG, o sea otro método para formar materia viva. Si, por ejemplo, llevamos la temperatura a  $1.000^{\circ}\text{C}$ , consideramos que los restantes factores no pueden compensarse de tal manera de constituir otro SBG distinto.

Es indudable que la corteza terrestre ha sufrido cambios muy profundos desde el Arqueozoico hasta nuestros días. Muchos factores del SBG extralimitaron sus intervalos críticos, y reconocemos este hecho ya que nuestra atmósfera es totalmente distinta de la primitiva, la composición del mar ha cambiado también notablemente; además, no existen datos experimentales fidedignos de que actualmente exista generación espontánea. O sea que si considera-

<sup>1</sup>En la realidad este sistema de representación no es adecuado, más probablemente sería multidimensional. El ejemplo sirve sólo de ilustración.

mos que no existe más que un solo SBG y que ese SBG ha dejado de funcionar por la evolución de la corteza terrestre, nos veríamos obligados a admitir que ni antes ni después de un cierto lapso ideal del Precámbrico pudo formarse materia viva. No obstante estas razones vemos que en la actualidad sigue formándose materia viva, hecho que lo apreciamos cotidianamente con el nacimiento, crecimiento y reproducción de las plantas y animales.

Aquí es donde se nos plantea un dilema: ¿existe un método o dos para la formación de materia viva? ¿El primitivo o "espontáneo" y el actual o "reproducción"? Hemos dados razones, más arriba, para suponer que existe un método único, y si somos fieles a ese razonamiento debemos suponer que en alguna parte de la anatomía de las plantas y animales actuales se deben reproducir de cerca las condiciones imperantes en el mar primitivo. Esto equivale a reconocer que la materia viva, históricamente, se ha encargado de compensar y restituir dentro del SBG todos aquellos factores que salieron del mismo, y que la "reproducción" y la "generación espontánea" de materia viva o biogeneración son sinónimos.

Tenemos en nuestras manos una propiedad inesperada, aunque necesaria, y podemos utilizarla para definir —aunque teóricamente— con cierta rigurosidad a la materia viva: "Materia viva es toda aquella substancia que habiéndose originado en un SBG, en determinadas condiciones es capaz de mantener o retener un SBG". Su grado de rigurosidad reside en el hecho de que no vemos la posibilidad de existencia de otro compuesto capaz de realizar todas las compensaciones y equilibrios necesarios para mantener un SBG. Por supuesto, es concebible un servomecanismo no "viviente" tal que pueda mantener las condiciones para que se forme materia viva, pero lo que no es concebible es que pueda haberse originado a su vez en un SBG, como se deja explícito en la definición ofrecida. Se ha puntualizado que la materia viva "está capacitada" para mantener un SBG, pero ello no implica que lo retenga en realidad. Para ello son necesarias ciertas condiciones indispensables, y la presencia de todos aquellos factores que la materia viva no puede compensar. Podemos imaginar a la materia viva colocada en un sistema dinámico tal que le permita manifestar sus propiedades retentoras, y a ese sistema lo podemos denominar *organismo*. Aquí estamos en presencia de un nivel de organización superior, ya que el organismo debe constar de materia viva y de SBG. Po-

demos proponer aquí, como hipótesis de trabajo, que el núcleo celular —o parte de él— es el representante, evolucionado, perfeccionado y sofisticado, de la materia viva, mientras que el citoplasma es un “ersatz” del SBG o mar primitivo. Esta hipótesis es satisfactoria, ya que nos permite interpretar por un lado el enigmático dualismo núcleo-citoplasmático, y también algunos hechos aún no ordenados o clasificados, como por ejemplo el de los virus, que no se ha decidido si “están vivos” o no. De tal manera los virus entrarían a considerarse como materia viva sin alcanzar el nivel de organismos, ya que les falta un citoplasma adecuado, y algunos requisitos más. Estos requisitos los podemos entender si analizamos el funcionamiento celular: un organismo o célula está constituido por materia viva y SBG (que contiene a su vez el material pre-viviente al que nos referimos al principio); la primera provee las condiciones necesarias y por ende debe aparecer —espontáneamente— nueva materia viva en ese SBG. Pero el sistema se desequilibra, puesto que en ese momento hay proporcionalmente más cantidad de materia viva que de SBG, y si consideramos que el equilibrio debe restituirse, debemos adjudicar a los organismos la capacidad de asimilar. La asimilación, entonces, en su sentido más restringido, es una compensación del material prebiológico o pre-vivo, a partir de las materias primas ofrecidas por el medio, y como un desequilibrio originado ante un aumento de material nuclear en desmedro del citoplasmático. Pero ciertamente este sistema no puede seguir funcionando de esa manera *ad infinitum*, ya que aunque más o sea por tensión superficial, no puede aumentar de volumen más allá de ciertos límites. La división celular (que es también una reproducción, aunque en otro nivel de organización) es la muestra, estilizada por la selección y evolución, de lo que debió ser una burda laceración en los principios. Tenemos así un sistema en equilibrio dinámico.

Hemos hablado de reproducción, pero este fenómeno no es uno sino muchos y bien distintos, poliontía que sin querer nos ha complicado el panorama. Un virus (o materia viva) se “reproduce”, también lo hace un gen, una célula, una planta, un metazoario, y de maneras muy diversas. Aquí se han confundido una serie de niveles de organización, puesto que en el primero y segundo caso se trata de una síntesis química, reacciones y polimerizaciones; en el tercer caso, de un fenómeno limitado originalmente por la ten-

sión superficial, y en el cuarto y quinto, por un refinamiento evolutivo que comúnmente se llama "instinto de conservación de las especies". Y el biólogo que trata de comprender el fenómeno vital y se dedica a estudiar la polinización entomófila y formación de semillas, o la danza nupcial de las aves de paraíso, se ve abocado de pronto a una serie fabulosamente compleja de fenómenos, totalmente alejados de las simples explicaciones físicoquímicas, restándole sólo abandonar su intento de interpretación, o perderse en elucubraciones metafísicas.

Claro está, la simplificación del panorama que aquí se propone no nos permite entender su aspecto químico, que puede llegar sólo mediante la observación y experimentación. Existe la posibilidad de que los factores biogenerativos que provee o regula la materia viva, en resumidas cuentas no sean más que los gases (o sus sustitutos, como sales u otros compuestos) en cantidad suficiente para la formación de aminoácidos, y el arreglo de éstos por sistemas "cierre-relámpago" hasta la formación de proteínas o nucleoproteínas. En ese caso podríamos simplificar la definición y decir que sencillamente la materia viva está constituida por ácidos nucleicos. Lo que nos llevaría a pensar que los vegetales fotosintéticos son los que mantienen más de cerca las condiciones ideales del SBG. Utilizan gases como  $\text{CO}_2$  y  $\text{NH}_3$  (este último en forma de sales amoniacales), sales minerales y radiaciones, y sintetizan todas las sustancias necesarias para su persistencia. ¿No convendría entonces cambiar de sistema de referencia y reemplazarlo por otro que considere a la fotosíntesis como la propiedad elemental de la materia viva?

Este es, sin duda, el punto crucial de las teorías que se propongan sobre el problema de la vida. Aquí pueden llegar y partir muy diferentes enfoques o sistemas de referencia. No obstante, es muy probable que sea más conveniente adjudicar a la materia viva la propiedad de retención del SBG que la de fotosíntesis. Porque las primeras partículas de materia viva y los primeros organismos debieron poseer en el mar todas las sustancias necesarias para su permanencia. Recién después, cuando las sustancias asimilables fueron escaseando, por la propia actividad biológica, la adquisición de la función fotosintética fué la única vía de salida. Desde ese momento la manera alotrófica pasó a depender de la autotrófica. Esta última representa una adaptación ante un medio desfavorable,

y desde un punto de vista que sólo tome en cuenta la asimilación las plantas serían mucho más evolucionadas que los animales, aparte de que han logrado mantener mayor número de factores biogenerativos. En tal sentido es difícil especular si después de los organismos alotróficos aparecieron primero los quimiotróficos y los fototróficos, aunque por la mayor primitividad fisiológica y los pocos datos extraídos por la paleontología habría razones para considerar a los quimiotróficos en el segundo escalón y a los fototróficos en el tercero.

No obstante, no es éste el problema que nos interesa. Porque si bien el panorama, así planteado, parece más claro, no es en realidad tan sencillo. Los organismos o células poseen una membrana—que aún no hemos tenido en cuenta— y un núcleo, o varios núcleos, o pueden carecer de un núcleo diferenciado. Existen, por supuesto, otras estructuras (retículo endoplásmico, condriosomas, plástidos, aparato de Golgi, centro celular y otros), pero que por no ser constantes no las tendremos en consideración. De todas las posibilidades mencionadas sólo un hecho permanece inmodificado: la necesidad de considerar a los organismos o células en continua mantención del SBG. Este sistema de referencia para interpretar el fenómeno de lo vivo, como hemos visto, se puede simplificar más aún si homologamos el concepto de materia viva con el de algún cuerpo o substancia conocido. En tal sentido la selección debería hacerse entre las siguientes posibilidades:

- 1) La materia viva está representada por el núcleo celular en su totalidad;
- 2) La materia viva está representada por los cromosomas;
- 3) La materia viva está representada por los genes;
- 4) La materia viva está representada por las nucleoproteínas en su totalidad;
- 5) La materia viva está representada por las ribonucleoproteínas;
- 6) La materia viva está representada por las desoxiribonucleoproteínas;
- 7) La materia viva está representada por los ácidos nucleicos en su totalidad;

- 8) La materia viva está representada por los ácidos ribonucleicos;
- 9) La materia viva está representada por los ácidos desoxirribonucleicos;
- 10) La materia viva está representada por los nucleótidos o por sustancias más simples que ellos.

El primer planteo nos acarrea algunas dificultades: *a)* la complejidad que de hecho se adjudicaría a la materia viva, tanto en estructuras como en organización; *b)* tener que considerar a los virus como material pre-vivo; *c)* tampoco se podrían entender, en este sistema, cada uno de los detalles de la anatomía nuclear.

El segundo planteo nos presenta, aparte, la cuestión del jugo nuclear, que sólo se explicaría suponiendo que se trata de un SBG. El citoplasma constituiría una especie de "fitness of environment", a la manera de Henderson, o un paragolpes o buffer protector contra el medio cambiante, o un dispositivo perfeccionado para la asimilación. O que tanto el carioplasma como el citoplasma son SBG, aunque especializados en sus funcionamientos para hacer cosas que todavía no sabemos. Esta suposición sobre los cromosomas es poco satisfactoria, pues debemos echar mano a un mayor número de hipótesis.

El tercer planteo podemos en parte superponerlo con el cuarto. Los genes serían un arreglo de la materia viva en un sistema especializado en el control y comunicación o información. Pero aparte de los genes hay también otras nucleoproteínas en el núcleo y citoplasma. El arreglo de la materia viva para formar un organismo comprendería entonces:

*a)* Nucleoproteínas en el citoplasma, que corresponden a las que necesariamente deben aparecer en todo SBG y que lo integran asimismo en parte.

*b)* Nucleoproteínas en el núcleo que regulan en parte el SBG o que están preparadas para reemplazar a las existentes en *c)*, o que están preparadas para orientarse hacia la especificidad química de las existentes en *c)* (= inducción o autoduplicación).

*c)* Nucleoproteínas dispuestas y arregladas en elementos capaces de recibir cierto tipo de información y transmitirla fuera del organismo (a otros organismos adyacentes o en vías de formación). Aquí

los genes señalan con su presencia la existencia de otro nivel de organización superior y distinto al de organismo<sup>1</sup>.

En resumidas cuentas no nos quedan más que dos posibilidades serias: materia viva como nucleoproteínas o materia viva como ácidos nucleicos, con sus variantes 5), 6), 8) y 9), puesto que el núcleo, cromosomas y genes nos complican demasiado el sistema de referencia. Si elegimos la posibilidad 4) podemos entender que, inicialmente, los organismos no necesariamente debieron poseer un núcleo diferenciado. Pueden concebirse simplemente como un citoplasma en el cual están dispersas las nucleoproteínas. Por otra parte se hace necesario reconocer la existencia de distintos tipos químicos de materia viva que colocados en diferentes medios y arreglados de diversas maneras constituyen virus, bacteriófagos, genes, nucleoproteínas del núcleo y del citoplasma. La variante 6) nos llevaría a considerar las ribonucleoproteínas como el material pre-vivo. Parte de las derivaciones mencionadas se plantean igualmente con la posibilidad 7), de manera que de ambas situaciones, siendo preferible la que confiere menor número de complicaciones, en este caso propondríamos el acuerdo de homologar provisoriamente los ácidos nucleicos con la materia viva, hasta tanto la utilidad de otro acuerdo mejor nos obligue a cambiarlo.

Esta posición nos permitiría separar el problema de la siguiente manera:

- a) La materia viva, aisladamente, sólo mostraría las propiedades físicas y químicas de los ácidos nucleicos.
- b) La materia viva dentro de un SBG mostraría otras propiedades más (por ejemplo la de "enganchar" aminoácidos y formar cadenas largas, etc.).
- c) La materia viva dentro de un SBG y organizada de una manera especial (organismo) realizaría la retención o mantención del SBG.

De la misma manera, la evolución de todo el proceso hasta la emergencia de los organismos podría separarse en:

<sup>1</sup> Este nivel de organización es el de *individuo*, problema complejo que merece tratarse aparte, ya que está directamente relacionado con el de especie. Un protisto, una célula somática y un cigoto son distintos tipos de individualidad que implican un grado de complejidad mayor que el de organismo.

- a) Etapa de síntesis espontáneas de sustancias orgánicas en el mar.
- b) Aparición de los ácidos nucleicos o materia viva.
- c) Acción de los ácidos nucleicos sobre el sustrato, disminución del monto total de materias pre-vivas y de metabolitos.
- d) Formación de membranas selectivas que permitían la entrada de material pre-vivo y la salida de productos inaprovechables.
- e) Paulatino cambio del medio (desaparición de metabolitos y de gases de la segunda atmósfera).
- f) Aparición de pigmentos fototróficos y posibilidad de sintetizar materias pre-vivas.

Ciertamente ninguno de estos esquemas es definitivo; pueden ser cambiados por otros o alterados sus órdenes. Sólo interesan para aclarar primariamente su complejidad y para entender la necesidad de separar la evolución de los materiales pre-vivos en vivos, en una serie de pasos y de niveles de organización distintos hasta la aparición de los primeros individuos, entidades con las cuales estamos acostumbrados a trabajar.

#### BIBLIOGRAFIA

- AKABORI, S. 1957. *On the origin of fore-protein*.—Rep. Int. Symp. The Origin of Life on the Earth, Moscow, 117-122.
- ALLEN, G. 1957. *Reflexive catalysis, a possible mechanism of molecular duplication in prebiological evolution*.—Am. Nat., XCI, 857, 65-78.
- ARCOS, M. & ARCOS, J. C. 1956. *Sur le rôle possible du graphite dans la biogénèse*.—Rev. Gén. Sci. Pures Appl. LXIII, 3/4, 89-100.
- BERNAL, J. D. 1952. *The physical basis of life*.—Routledge & P. Kegan, London, 80 p.
- BERTALANFLY, L. VON. 1957. *Hipótesis modernas acerca del origen de la vida*.—Cienc. e Invest. XIII, 7, 292-299.
- DUCROCQ, A. 1957. *The origins of life*.—Elek Books, London, 213 p.
- GOLDSCHMIDT, V. M. 1952. *Geochemical aspects of complex organic molecules on the Earth, as precursors to organic life*.—New Biol. 12, 97-105.
- GULICK, A. 1957. *Phosphorus and the origin of life*.—Ann. N. Y. Ac. Sci. LXIX, 2, 309-313.
- MILLER, S. 1957. *Formation of primitive compounds on the primitive Earth*.—Rep. Int. Symp. The Origin of Life on the Earth, Moscow, 73-85.

- OPARIN, A. I. 1940. *El origen de la vida*.—Losada, Bs. As., 318 p.
- RAPOPORT, E. H. & RAPOPORT, O. 1958. *Elementary biological functions and the origin of life*.—Acta Bioth., Leiden, XIII, 1, 1-28.
- RAPOPORT, O. & RAPOPORT, E. H. 1955. *Un sistema de referencia para la interpretación de las funciones biológicas elementales*.—Rev. Mus. La Plata, VI, Secc. Zool., 331-357.
- RASHEVSKY, N. 1955. *Life, information theory, and topology*.—Bull. Math. Biophys. XVII, 3 229-235.
- SOKOLOV, V. A. 1957. *The evolution of the earth's atmosphere*.—Rep. Int. Symp. The Origin of Life on the Earth, Moscow, 13-22.
- SOMMERHOFF, G. 1950. *Analytical biology*.—Oxford University Press. 208 p.
- WALD, G. 1958. *Innovation in Biology*.—Sci. Am. CXCIX, 3, 100-113.

## La evolución del basidio

POR JORGE E. WRIGHT \*

ABSTRACT. — A brief review is here presented of some of the modern trends concerning the probable lines of evolution of the basidium, and of the information on which they are based.

La intención de este trabajo es la de presentar en forma resumida algunas consideraciones acerca de la evolución del *basidio* —órgano en el cual se produce generalmente la meiosis y donde se originan las esporas sexuales en los hongos basidiomicetes—, como colaboración para este número especial de "HOLMBERGIA". Su objetivo mediato es, además, contribuir a que los lectores, en su mayor parte estudiantes, tengan material accesible para futuras especulaciones sobre el origen y vinculaciones filogenéticas entre estos hongos, cuya importancia científica y económica es obvia.

La morfología del basidio constituye una de las bases más importantes para la distribución sistemática de los taxones, sobre todo en cuanto atañe a sus relaciones filogenéticas, y se vincula primordialmente con la dispersión de las esporas, tema que no ha sido suficientemente estudiado. La estructura de este órgano responde a dos tipos principales, denominados *homo-* (figs. 6 y 8) y *heterobasidios* (fig. 9), según que el basidio sea una sola célula, con esterigmas no muy modificados y con esporas que germinan produciendo directamente un micelio, o que la célula basidial se tabique o forme esterigmas muy modificados, y las esporas germinan comúnmente por repetición. Tal distinción permitió a Patouillard (1900) distribuir a los Basidiomicetes en dos subclases (*Homobasidiomicetes* —los Autobasidiomicetes de muchos autores y que

\* Micólogo de la Sección Identificación de Plagas y Enfermedades, Secretaría de Agricultura y Ganadería de la Nación.

ahora se denominan HOLOBASIDIOMYCETES—, y *Heterobasidiomycetes* —llamados anteriormente Protobasidiomycetes por muchos autores, y que ahora se designan PHRAGMOBASIDIOMYCETES), de acuerdo con los tipos basidiales. Destacó, también que el basidio y los rasgos a él asociados constituyen indicios fehacientes de las relaciones filogenéticas, mientras que la configuración del himenio —considerada en forma absoluta—, dentro de ciertos límites puede resultar accidental.

Interesa, pues, resumir nuestro conocimiento actual sobre el origen evolutivo del basidio, puesto de manifiesto por las diversas corrientes de opinión. La mayoría de los investigadores concuerda en que el basidio no sería otra cosa que un asco (órgano que da origen a las esporas sexuales en los Ascomycetes), modificado, de tal modo que produzca esporas en forma exógena. Se basan, para avalar esta tesis, en que la producción de esporas de manera endógena o exógena no significa un planteamiento antitético (Gäumann, 1952). Algunos investigadores ejemplifican esta idea con el establecimiento de una línea evolutiva a partir del género *Choanephora* (Phycomycetes, Zygomycetes), cuyas esporas pueden producirse ya sea en forma endógena, como “esporangiosporas”, o exógena, como “conidios”, de acuerdo con las condiciones del ambiente y, tal vez muy principalmente, con la nutrición (fig. 3). En segunda instancia, destacan el grupo integrado por *Syncephalastrum* y *Piptocephalis* (también Mucorales), cuyos esporangios se desarrollan en forma de vesículas dispuestas radialmente por fuera del ápice globoso del esporangióforo, y que producen esporas endógenas en ristras (fig. 5). No es difícil imaginar como hecho factible el pasaje de este tipo de esporangio tan particular al asco propiamente dicho. Tampoco es difícil imaginar que dicho asco, sometido a una serie de condiciones más o menos parecidas a las que influyeron sobre el grupo *Syncephalastrum-Piptocephalis*, y que produjeron aquel tipo de esporangio, lograrse la producción de esporas exógenas en el asco. Un basidio, pues, no sería otra cosa que un asco modificado, que diese origen a esporas exógenas.

Pero si bien existe acuerdo sobre las líneas evolutivas generales, son numerosas las discrepancias sobre los detalles, y hay varias tendencias en cuanto atañe a los posibles pasos en que pudo realizarse la transformación. En general, los detalles del proceso son de observación difícil, debido a la pequeñez de las estructuras. Los

elementos de juicio se basan en observaciones de naturaleza morfológica y detalles citológicos. Conviene advertir, empero, que para poder configurar teorías acerca de la evolución de los grupos de Basidiomycetes, no es el basidio el único elemento que se toma en cuenta, sino es uno entre varios, pero uno de los más importantes.

Los partidarios de la línea *Choanephora* (Gäumann, 1952) alegan que la pared de la "esporangiola", o sea del esporangio que se ha reducido a una sola espora (fig. 4), rodea íntimamente a ésta. Una situación similar se presenta en algunos géneros de Hymenogastraceae, familia de hongos gasteromicetes, tales como *Hymenogaster*, que posee un basidio relativamente pequeño, con dos esporas grandes, "encerradas" dentro de la pared del esterigma (fig. 1). Al madurar las esporas, caen y arrastran a la porción superior del esterigma, que perdura con ellas. Se suele denominar a esta pared exterior (que correspondería a la de la esporangiola), *perisporio*, y a la propia pared exterior de la espora (en sentido amplio), *episporio*. Este suele estar ornamentado en forma característica debido, principalmente, a la acción del citoplasma de la "esporangiola", o del asco (o del basidio?). De acuerdo con esta hipótesis, la basidiospora no sería exactamente homóloga de la ascospora, sino que correspondería, más bien, a una "esporangiola" que contuviese una ascospora. De igual modo, el perisporio de la basidiospora no sería homólogo del de una ascospora: el primero representa los restos de la pared de la esporangiola, mientras que la última consiste en los restos del epiplasma.

Otro ejemplo de esta situación lo tendríamos en el género *Ganoderma* (Polyporaceae), en que las basidiosporas aparecen truncadas en algunos casos, y con la superficie exterior lisa, mientras que en otros son más o menos ovoides y verrugosas. Ello se debe a un fenómeno similar al descrito para *Hymenogaster*. El perisporio, pared del esterigma, envuelve a la basidiospora propiamente dicha, pero cuando éste se destruye, observamos la pared ornamentada de la espora, o sea su episporio (fig. 2).

Este esquema tiene sus puntos débiles, no obstante la lógica de su razonamiento. Si se sigue uno de los principios filogenéticos fundamentales, que establece que los nuevos grupos nunca derivan de grupos "climax", sino de otros no especializados, de gran plasticidad genética, no es aceptable la hipótesis de que los Basidiomycetes descienden de los Ascomycetes superiores (probablemente

de los Discomycetes), como sostienen los partidarios de la línea *Choanephora*, principalmente Gäumann (1952); estas y otras objeciones han sido bien resumidas —con abundantes argumentos, particularmente en lo que atañe a las royas—, por Savile (1955).

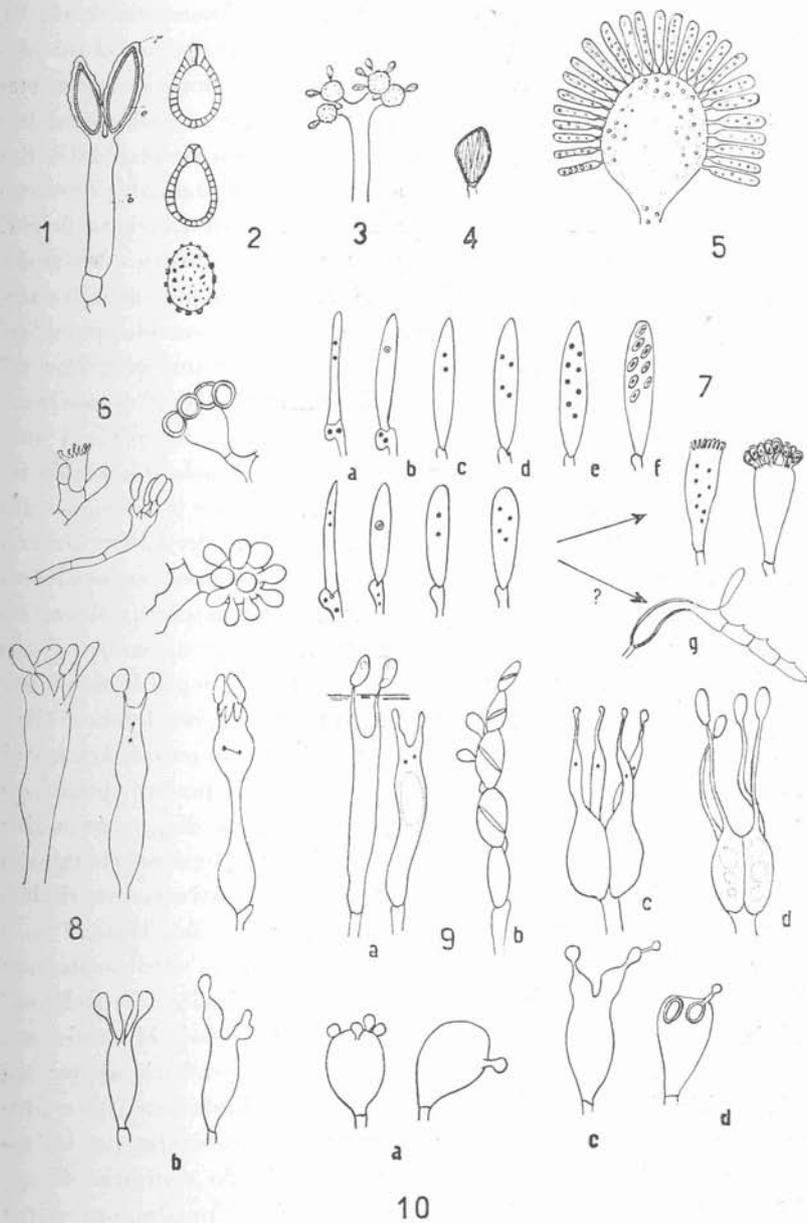
Por otra parte, el ejemplo de *Hymenogaster* no es del todo feliz por cuanto los Gasteromycetes constituyen un conjunto altamente polifilético, y las Hymenogastráceas son hipogeas en su mayoría. Vale decir, que la evolución del basidio y de las basidiosporas, a toda luz originada para lograr una mejor dispersión, tendría uno de sus "puentes" en un organismo en que la dispersión ha sido casi suprimida, y está prácticamente librada a los roedores y otros animales. Parece obvio que se trataría aquí de una forma de convergencia.

Los detalles citológicos apuntan también —en términos generales— hacia la idea de que el basidio y el asco no son entidades absolutamente diferentes. Si se comparan las estructuras citológicas del holobasidio y del asco durante el desarrollo de ambos, podrá ponerse en evidencia la probable derivación evolutiva del uno con respecto al otro (fig. 7). Hasta el momento de la formación de las esporas prácticamente no hay diferencia entre ellos: una hifa dicariótica se alarga, ocurre la cariogamia y se suceden varias divisiones nucleares (fig. 7 *a, b, c, d*). Sólo entonces puede obser-

#### EXPLICACION DE LA FIGURA

1. basidio con basidiosporas de *Hymenogaster*; obsérvese la pared de la «esporangiola» *p*, o perisporio, y la verdadera pared de la espora, o episporio *e*; *b*. basidio; 2. basidiosporas de *Ganoderma*: las dos superiores en corte óptico, la inferior mostrando el episporio una vez eliminado el perisporio; 3. conidióforo de *Choanephora*. La mayoría de las esporangiolas han caído; 4. esporangiola de *Choanephora*. Nótese en la parte inferior la separación escasa entre la espora verdadera y la pared de la esporangiola; 5. esporangios de *Synecephalastrum* dispuestos radial y exteriormente a la cabezuela globosa del esoorangióforo. Las esporas se producen endógenamente; 6. tipos de holobasidios; 7. esquema comparativo de la producción de asco- y basidiosporas. Hasta *d* el proceso es idéntico. (En *g* se ha indicado dubitativamente el origen de un frambasidio (*Septobasidium*)); 8. transición entre un holobasidio típico (*Aleurodiscus*) y dos modificados (*Brachybasidium* y *Galzinia*); 9. tipos diversos de frambasidios: *a*, *Dacrymyces*; *b*, *Sirobasidium*; *c*, *Tremella* y *d*, *Protohydnum*; 10. esquema de la derivación del basidio a partir de un asco tipo *Taphrina*, según Heim (1949); *a*, caso teratológico de *Podaxon indicus*, a la derecha, y el basidio normal, a la izquierda; *b*, basidio y esporas normales de *Inocybe*, a la izquierda, y caso teratológico, a la derecha; *c*, a la izquierda basidio de *Tulasnella* mostrando la similitud con un basidio teratológico, y a la derecha, representación de un asco con una ascospora germinando al exterior para producir un conidio. Nótese la similitud con el basidio de *Tulasnella*.

(1, 3, 5, 6 y 7 (las dos de la derecha), adaptadas de Gäumann (1952); 2, adaptada de Coleman (1927); 4, según Alexopoulos; 6, (las dos de la izquierda), tomadas de Talbot (1954); también 7 *g* y 8 izquierda. Las figuras 8, derecha, 9 y 10 fueron adaptadas de Heim (1949).



vase diferenciación. En el ascó comienzan a esbozarse a lo largo de toda la célula, endógenamente, las esporas, como resultado de una "condensación" citoplasmática alrededor de los ocho núcleos que se han formado. En el basidio, los núcleos emigran o son empujados —y en esto se nota la influencia de las vacuolas citoplasmáticas— hacia la parte superior (en la mayoría de los casos) del basidio, originándose las prolongaciones de éste llamadas "esterigmas", de cuello estrangulado, por los cuales penetran los núcleos. Las basidiosporas se forman en las extremidades de los esterigmas. Es probable que debido a las limitaciones de nuestras actuales técnicas no hayamos podido observar que todas las basidiosporas están "revestidas" por la pared del extremo del esterigma. Por tal causa debe emplearse con cautela el calificativo de "espora exógena".

La antedicha línea no es muy clara en cuanto a la derivación de los fragmobasidios (heterobasidios). Estos, que poseen paredes transversales o longitudinales, no han podido derivarse directamente de los ascos. No obstante, como el funcionamiento y comportamiento de ambos tipos es tan similar, no puede pensarse en formas de convergencia, sino en la existencia de algún antecesor común, más plástico y, por lo mismo, menos susceptible de haber proliferado notablemente como tal. Los antecesores lejanos ("eslabones perdidos"?), posiblemente no existan en realidad, pues si la evolución se ha realizado sobre la base de la mayor aptitud — en este caso podríamos hablar de mecanismos de dispersión mejor adaptados para una determinada finalidad—, y, por otra parte, existen indicios de que aquélla ha proseguido muy activamente, dichos antecesores forzosamente debieron sucumbir (Savile, 1955).

Por lo que antecede, muchos investigadores se dedicaron a la búsqueda de un tipo de ascó simple, poco evolucionado, del cual podría haber surgido el basidio. Sadebeck (1884) observó que, ocasionalmente, los ascos de *Taphrina* pueden producir yemas exteriores (fig. 10 d), dando origen a esporas subsféricas sobre proyecciones similares a esterigmas. Algunos autores creen que las ascosporas germinan hacia el exterior, produciendo conidios. No es difícil imaginar que un comportamiento atípico puede convertirse en típico como resultado de la menor mutación. Un precursor del actual sistema de dispersión de los Basidiomycetes ciertamente daría a dicho mutante fuertes posibilidades de supervivencia. Por

otra parte, una especie tal de *Taphrina* (Prototaphrina?) tendría gran similitud con lo que se estima es una roya arcaica, *Uredinopsis*. Ambas son parásitas de helechos, y Savile (1954) ideó un sistema que permite establecer líneas evolutivas en las royas, de acuerdo con su parasitismo sobre diversos grupos de plantas, siguiendo la filogenia de éstas. De acuerdo con este sistema, que merecería una mayor atención por parte de los fanerogamistas, las Pucciniastreae y *Taphrina* tienen aproximadamente idéntica antigüedad, lo que estaría en contradicción con esquemas tales como el de Gäumann.

Nuestro conocimiento de las formas intermedias entre los dos tipos principales de basidios es actualmente muy restringido. Una de ellas, el basidio de *Tulasnella*, que carece de esterigmas y origina basidiosporas sésiles, que pueden germinar produciendo conidios, ha sido bien descrita por Rogers (1935). Este autor interpreta que tal tipo de basidio bien puede constituir una vía evolutiva entre el asco y el basidio (fig. 10 *c* y *d*), por una parte, y si se compara con el de *Ceratobasidium* (que es un holobasidio) y que suele presentar tabiques basales "adventicios" en los "epibasidios", o porción inflada superior, por otra, podría señalar el camino evolutivo hacia los fragmobasidios (heterobasidios).

Heim ha reseñado muy bien todo este problema (Heim, 1949) y, a la vez que presenta interesantes casos teratológicos —que bien podrían haberse convertido en permanentes por mutación adaptativa—, se muestra partidario de un origen de los basidios a partir de algún asco tipo *Taphrina*, pasando por *Tulasnella*. Concilia, en cierto modo, las interpretaciones de Juel y Gäumann, por una parte, y de Patouillard, Neuhoff y Rogers, por la otra, mostrando que el ensanchamiento esporoide que se presenta en *Tulasnella* y otros basidiomicetes "inferiores" —y que ha dado origen a gran divergencia de opiniones y de nombres— sería una formación esporoide incompleta (fig. 10 *a-d*).

Con respecto a los detalles citológicos para dilucidar el problema de la evolución de los holobasidios a partir de los fragmobasidios o viceversa, se ha querido recalcar la importancia del tipo de huso que se forma en la meiosis (quiastobasidios, con huso atravesado, perpendicular al eje, y esticobasidio, con huso paralelo al eje del basidio). Como este rasgo es muy variable y se han encontrado ambas formas dentro de un mismo género, se ha dese-

chado como elemento de juicio. La formación de fíbulas es para Savile (1955) un elemento primordial y en este elemento basa su sistema filogenético de Basidiomycetes, que, por otra parte, no difiere esencialmente de los de Heim, Bessey (1950) y Linder (1940).

Finalmente, es probable que los basidios de los Gasteromycetes, de los cuales se dijo ya que constituían una agrupación polifilética con numerosas formas de convergencia, hayan derivado más o menos independientemente —al menos los de gleba pulverulenta—, de un antecesor originado también en los Ascomycetes por vía del género *Amauroascus*, que se caracteriza por poseer “nidos” de ascos simples protegidos por micelio laxo. No se conoce actualmente ningún gasteromicete que tenga basidios dispuestos irregularmente, aunque la distribución de éstos en *Tulostoma* es algo semejante. Es poco probable, empero, que éste, con su carpóforo bastante complicado, pedicelado, y otros rasgos que denotan mayor complejidad evolutiva, pueda haber sido un punto de partida en la filogenia del grupo. Sus basidiosporas, por otra parte, están distribuídas con cierta falta de uniformidad a lo largo de los basidios, que no parecen ser sino terminaciones especializadas de hifas.

Se conocen mucho mejor, en cambio, los vínculos entre miembros de Agaricales y los Gasteromycetes, habiéndose estudiado los puentes<sup>1</sup> que unen unas a otros. No obstante, como la estructura del basidio no aporta juicios para esta vinculación, su discusión escapa a la finalidad del presente trabajo.

<sup>1</sup> Los principales «puentes» conocidos entre Agaricales y Gasteromycetes son: Coprinaceae → *Montagnea*; Agaricaceae → *Secotium* (pro parte); Boletaceae → *Truncolumella*; Bolbitiaceae → *Galeropsis*; Russulaceae → *Elasmomyces*; Rhodophyllaceae → *Richoniella*; Cortinariaceae → *Secotium* (pro parte), especialmente *Weraroa* (Gaiimann, 1952; Heim, 1948; Singer, 1949).

## BIBLIOGRAFIA

- BESSEY, E. A. 1950. *Morphology and Taxonomy of Fungi*.—Blakiston. Philadelphia.
- COLEMAN, L. C. 1927. *Structure of spore-wall in "Ganoderma"*.—Bot. Gaz. 83 : 48-60.
- GAUMANN, E. A. 1952. *The Fungi*.—Trad. F. L. Wynd. Hafner, New York.
- HEIM, R. 1948. *Phylogeny and natural classification of macro-fungi*.—Trans. Brit. Mycol. Soc. 30 : 161-178.
- 1949. *Leçons sur les Hétérobasidiés saprophytes*.—Rev. Mycol. 14, Suppl. Colon. 1 : 1-14.
- LINDER, D. H. 1940. *Evolution of the Basidiomycetes and its relation to the terminology of the basidium*.—Mycologia, 32 : 419-447.
- PATOUILLARD, N. 1900. *Essai saxonmique sur les familles et les genres des Hymenomycetes*.—Lon-le-Saunier.
- ROGERS, D. P. 1934. *The basidium*.—Univ. Iowa Stud. Not. Hist. 16 : 160-182.
- 1935. *Notes o the Lower Basidiomycetes*.—Ibid. 17 : 1-43.
- SADEBECK, B. 1884. *Untersuchungen über die Pilzgattung "Exoascus"*.—Jahrb. Hamburg wiss. Anstalt, 1 : 93-124.
- SAVILE, D. B. O. 1954. *The fungi as aids in the taxonomy of flowering plants*.—Science, 120 : 583-585.
- 1955. *A phylogeny of the Basidiomycetes*.—Can. Jour. Bot. 33 : 60-104.
- SINGER, R. 1949. *The Agaricales (Mushrooms) in Modern Taxonomy*.—Lilloa, 22 : 1-832.
- TALBOT, P. H. B. 1954. *Micromorphology of the lower Hymenomycetes*.—Bothalia, 6, 2 : 249-300.

# La celebración Darwinista

## Antecedentes Nacionales y responsabilidad presente

POR OSVALDO A. REIG \*

---

ABSTRACT. — In this paper the author refers to the significance that the celebration of the centenary of Darwinism has for the Natural Sciences of the entire world. He also points out that it is necessary to pay attention to the fact that in Argentina one works in Natural Sciences with scarce interest for the problems of evolutionary Biology and, in a general sense, on a poor speculative level. He remembers that the evolutionary and speculative points of view have solid historical grounds in the Natural Sciences of Argentina. He makes a short analysis of the character of Ameghino's scientific work and other evolutionary contributions from the Argentine naturalists of the past. He concludes that the Darwin celebration should be a good occasion for present day Argentine naturalists to make it their aim to develop further the basic contents and objects of his work.

Celebramos este año de 1959 el centésimo aniversario de la aparición de una obra que trazó lineamientos decisivos en esa epopeya del intelecto humano por comprender e interpretar las leyes de la naturaleza: el "Origen de las especies", de Charles Darwin. El año pasado los naturalistas de todo el mundo recordaron también que cien años atrás, en 1858, la Sociedad Linneana de Londres recibió y discutió dos comunicaciones independientes, en las que el propio Darwin y Alfred R. Wallace exponían sintéticamente sus conclusiones evolucionistas basadas en la teoría de la selección natural. Estos dos aniversarios sucesivos dieron marco excepcional, en el Congreso Internacional de Zoología realizado últimamente en Londres, a la conmemoración centenaria de la doctrina de la evolución, y

\* Profesor de Paleontología y de Geología Histórica en la Escuela de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Tucumán. Encargado del Laboratorio de Vertebrados Fósiles y del Laboratorio de Batracología del Instituto "Miguel Lillo" de la Universidad de Tucumán. Presidente de la Asociación Paleontológica Argentina.

estimulan en todos los círculos de naturalistas del mundo nuevos empeños por los problemas de la biología evolucionista.

Nadie puede negar que los principios de la biología evolucionista cuentan con sólidos antecedentes predarwinistas, pero no se puede desconocer por ello que el punto de vista histórico se ha incorporado definitivamente al acervo de las ciencias biológicas luego de la síntesis genial que realizó Darwin en su libro. La aparición del "Origen de las especies" determinó así un punto crucial en el desarrollo del pensamiento biológico y tuvo alcances vastísimos en la transformación conceptual de las ciencias y en la determinación de las características del pensamiento científico contemporáneo.

A cien años de la aparición del libro de Darwin, la ciencia puede proclamar el triunfo definitivo de la teoría de la evolución. Cada una de las disciplinas biológicas puede dar su propio balance confirmatorio. Tales balances atestiguan también que el estímulo introducido por los puntos de vista evolucionistas enriqueció ampliamente la temática de las distintas ciencias de la vida y elevó el nivel de sus objetivos y de sus problemas.

La segunda mitad del siglo pasado y las primeras décadas del presente fueron escenario de enconadas disputas en torno a la teoría de la evolución. Las nuevas ideas recibieron acogida hostil desde los círculos de la ciencia oficial y del pensamiento dogmático y metafísico; el darwinismo se transformó en motivo de lucha ideológica y trascendió la cátedra, el museo y el laboratorio para difundirse entre los más amplios sectores del pensamiento. Huxley en Inglaterra, Haeckel en Alemania, Ameghino en nuestro país, ejemplifican al científico batallador de esas décadas, que debía alternar su mesa de investigación con la tribuna polémica, el tratado especializado con el opúsculo doctrinario. El centenario darwinista permite constatar que ya no tienen actualidad ni son necesarios esos embates ideológicos. El evolucionismo se ha incorporado integralmente como premisa ya inobjetable del moderno pensamiento biológico; ha conquistado un sitio de honor entre las grandes adquisiciones del intelecto del hombre. Sólo se oye de vez en vez alguna asonancia retardataria en el armonioso concierto de sus confirmadores, que sólo puede ampararse en guaridas escolásticas más o menos disimuladas, pero que no tiene cabida en los laboratorios ni en los círculos de los hombres de ciencia.

La constatación es alentadora y de la misma se pueden extraer

entusiastas conclusiones. El triunfo del evolucionismo es el triunfo de la ciencia, es el triunfo de la razón y de la inteligencia y la confirmación de la potencialidad del ser humano por comprender y domeñar la naturaleza, por embellecer la vida y mejorar su existencia. El hombre contemporáneo puede tener confianza en el futuro, pues la humanidad está amparada por extraordinarias conquistas del intelecto. Subsiste empero la rapiña entre los hombres; hay mentes caducas que pretenden utilizar los adelantos de la ciencia para destruir países enteros y para ahogar las esperanzas de las muchedumbres. Todo eso exige modificaciones, transformaciones, que ya se sienten como de pronta ejecución. Una máquina hecha por el hombre está girando en torno al astro rey. Indudablemente la ciencia reserva a la humanidad realizaciones de calidad insospechada y ellas marcarán un tono nuevo a los tiempos por venir.

Pero la celebración darwinista exige también un cierto examen introspectivo. En todos los países avanzados en el terreno de lo científico, en todos los países en que la ciencia se ha incorporado a la conciencia colectiva y al estímulo de los gobiernos, donde los sabios pueden realizar balances provechosos de sus labores, se justificará que el científico distraiga su atención del microscopio o de la experiencia para expresar una entusiasta celebración. Quizás nosotros, los naturalistas argentinos, tengamos poco derecho de sumarnos a la celebración darwinista. Creo que resultaría más oportuno que nos alejáramos del bullicio de la fiesta para realizar nuestro propio balance y para tomar conciencia de nuestra verdadera situación hacia la doctrina científica que se conmemora. Podríamos descubrir entonces que el evolucionismo no se ejercita más que tímidamente entre nosotros y que muchas veces la labor del investigador, como la del docente, se desarrolla como si la evolución fuese un hecho ajeno, o por lo menos distante de sus preocupaciones específicas. No se trata de adversión ideológica ni de oposición doctrinaria. Dificilmente se encuentre en el país un zoólogo, un botánico, un paleontólogo que niegue o discuta la doctrina evolucionista. Creo que la razón de nuestro virtual desentendimiento con respecto al ejercicio de los temas evolucionistas está basado en que trabajamos en las ciencias naturales de manera rutinaria y limitada, sin ejercitar las preocupaciones interpretativas y mostrando poco interés por las generalizaciones trascendentes.

Recuerdo que Roberto Giusti, crítico literario y figura monitora

de ciertos círculos intelectuales argentinos, llegó a calificar, en un libelo aparecido hace pocos años, a las ciencias naturales como "ciencia más empírica que teórica de coleccionistas y clasificadores". Este juicio, aunque de origen profano y un poco insolente en su ignara autosuficiencia, debe preocuparnos como testimonio de lo que un intelectual argentino puede deducir de nuestras labores. Lo cierto es que muchas veces, al encontrarnos con las características que definen el ejercicio habitual de las ciencias naturales por parte de algunos de nuestros cultores, puede parecer viable que un lego perspicaz llegue a concluir tan deprecatoriamente sobre el significado de la labor de los naturalistas. Ocioso e innecesario sería tratar de explicar aquí que el señor Giusti pecó de falta de información y de liviandad conceptual al expresar su juicio. Pero no por eso es menos necesario admitir que en la realidad de nuestras ciencias naturales abundan más los "coleccionistas y clasificadores" que aquellos que se interesan por los temas interpretativos, la búsqueda causal y la preocupación conceptual y teórica.

No deja de ser verdad que en la labor del naturalista la tarea analítica, el inventario, la catalogación y la descripción de las formas vivas es tarea primerísima y de inmensa magnitud y complejidad. Conscientes de la vastedad de esa empresa, muchos cultores de las ciencias naturales entregan la totalidad de sus vidas de estudiosos a su realización, más por actitud responsable que por ausencia de otras preocupaciones intelectuales. Es un cierto renunciamiento avalado y justificado por las necesidades del desarrollo científico. Pero están también aquellos que realizan esa labor meramente parcial por desconocimiento de los verdaderos problemas de sus disciplinas o por subestimación lisa y llana de la trascendencia y la necesidad de la labor especulativa.

El gran geólogo inglés Charles Lyell puso como epígrafe de sus "Principles of Geology" una frase de Francis Bacon que bien viene a cuenta recordar: "*Vere scire et per causas scire*"; el saber verdadero es el saber por las causas. Desde los primeros atisbos de la actitud científica, el hombre ha tratado de explicarse, de comprender la naturaleza exterior, no sólo de conocerla empíricamente. Es esa una actitud innata a la propia condición humana. No se hace ciencia sino cuando se ejercita la actitud interpretativa. Vladimir O. Kovalevsky, ese brillante pionero de la paleontología evolucion-

nista, insistía en que la labor analítica sólo proporciona los elementos necesarios al trabajo científico, el que comienza recién cuando se ensayan conclusiones que pretenden descifrar el sentido oculto de los hechos ordenados a través del análisis. Las conclusiones parciales surgidas del estudio metodológicamente satisfactorio de los hechos, alimentan las generalizaciones de nivel superior, las teorías interpretativas. Estas, cuando se ven confirmadas por nuevos hechos y por el avance general ulterior del conocimiento, llegan a expresarnos la ley recóndita, oculta en la naturaleza. Es esa la tarea del científico: descubrir las leyes naturales, descifrar las causas de los fenómenos que nos rodean, interpretar la vida y todas las formas del movimiento de la materia. Abdicar de ese elevado propósito limitando la labor de la ciencia a un ejercicio meramente rutinario de ordenación y catalogación de las manifestaciones exteriores de los fenómenos, significa renunciar al desarrollo de las potencialidades propias de nuestra condición de seres inteligentes.

Al mismo tiempo debemos tener presente que si desgerarquizamos nuestra labor de investigadores, limitándonos a las tareas descriptivas y analíticas, desentendiéndonos de la problemática interpretativa y del planteo y desarrollo de las tareas de la zoología, la botánica o la paleontología conceptual, causal, evolucionista, tergiversamos también las características de nuestra tradición científica y nos colocamos en un nivel inferior al de los gestadores de nuestro acervo científico nacional de las postrimerías del siglo pasado. Vale la pena traer a colación el ejemplo de Florentino Ameghino como testimonio de que el evolucionismo y la preocupación por la síntesis interpretativa se incorporaron a la modalidad del trabajo científico argentino desde el propio nacimiento de nuestra producción científica responsable. Y, aunque el más importante y de más vasta significación y actualidad, el caso de Ameghino no representa el único antecedente darwinista de esa época de nuestras ciencias naturales. Baste recordar a Eduardo L. Hølmberg, notable zoólogo, espíritu enciclopedista y sabio de fino cultura. Incluso existen evidencias que demuestran que el darwinismo era conocido y comentado en amplios círculos de la Argentina de allá por el ochenta. El Círculo Médico de Buenos Aires solicita, en 1881, al que había sido preclaro presidente de los argentinos, Domingo Faustino Sarmiento, un discurso en homenaje a Darwin. Nuestro genial sanjuanino pronuncia su discurso a fines de mayo de 1881; en él enaltece al dar-

winismo como una de las más elevadas creaciones del genio del hombre, reclamando su estudio y difusión en Argentina por el significado que puede tener para mejorar nuestras razas ovinas y perfeccionar la agricultura. Sabemos también que por esos mismos años los médicos y farmacéuticos de Buenos Aires se reunían para discutir las distintas teorías explicatorias del hecho evolutivo; en las asociaciones profesionales se comentaba a Driesch y se polemizaba sobre el vitalismo y el mecanicismo. En la ciudad de Paraná, que no era más que una aldea provinciana, estaba Pedro Scalabrini educando a los adolescentes en los principios de las nuevas teorías y descubriéndoles los fósiles atestiguanes de la evolución en los barrancos del río gigante. Y aunque ahora no tenga otro valor que el de una curiosidad de bibliómano, existe un texto de darwinismo que circuló a fines del siglo pasado, la "Cartilla de Zoología Evolucionista" de Matías Ramos Mejía, cuya segunda edición, que es la única que conozco, vió la luz en Buenos Aires en 1889.

Pero volvamos a Florentino Ameghino, la magnitud de cuya figura y el peso de cuya aportación desdibujan los perfiles de sus contemporáneos y predecesores. Sus exégetas coinciden en presentárnoslo como figura ejemplar y aleccionadora. Pero esa caracterización excede los marcos de su ejemplo moral, de su actitud de sabio desinteresado, indoblegado por el sacrificio y la miseria, batallador y principista. Va más allá también del significado que tiene su monumental aportación documental a la ciencia de la historia de la vida. Su ejemplo y la actualidad de su legado está quizás por sobre todo en el estilo responsablemente especulativo con que ejercitaba la investigación, en esa su preocupación continua en extraer conclusiones de las evidencias nuevas que le descubría su hermano, de interpretar los hechos y de utilizarlos siempre como fundamento en favor o en contra de tal o cual teoría de importancia general, de tal o cual problema trascendente de las disciplinas de su especialidad. Ameghino fué un sistemático; la mayor parte de su tiempo de investigador estuvo dedicado, con toda seguridad, a determinar y diagnosticar nuevos taxones de mamíferos extinguidos. Pero no fué un mero coleccionista y clasificador. Cada nueva forma que descubría y estudiaba era un nuevo jalón en el desarrollo de sus especulaciones generales; cada nuevo género o cada nueva especie abría nuevos horizontes teóricos a su mentalidad generalizadora. Es esa una enseñanza que ni la superación de sus doctrinas inter-

pretativas ni el avance de los conocimientos podrán jamás empalidecer. De ella debemos nutrirnos los naturalistas argentinos para elevar el nivel y la proyección de nuestros trabajos.

Pero hay todavía mucha más médula actual en el legado ameghiniano. En este año de celebración darwinista merece recordarse su libro "Filogenia" y sus otros ensayos transformistas. Ameghino no sólo introdujo y luchó por el evolucionismo en Argentina; fué también pionero en la escala mundial en la elaboración de los principios de la paleontología y de la morfología evolucionista. "Filogenia" ve la luz en 1882, el mismo año en que muere Darwin. Es un libro de paleontología y morfología "filosóficas", como se usaba decir en la época. Su valor y su significado no es menor que el de obras más o menos contemporáneas de destacados sabios evolucionistas europeos y norteamericanos y es muy anterior a grandes obras de similar propósito y temática, como la "Paléontologie philosophique", de Gaudry, aparecida en 1886. "The primary factors of organic evolution" de E. D. Cope, del mismo año, o "Die Stämme des Thierreiche", de M. Neumayr, editado en 1889. En "Filogenia" Ameghino se nos revela como un transformista lamarckista, mucho más que darwinista. La selección natural y la lucha por la existencia no aparecen como explicación del fenómeno evolutivo, y abundan en su lugar las referencias a la herencia de los caracteres adquiridos, al uso y desuso de las partes e incluso explicaciones ortogénéticas y finalistas. Para muchos el matiz lamarckista que se encuentra por doquier en la obra es signo descalificador del evolucionismo de Ameghino y prueba terminante de su falta de actualidad. No quiero reivindicar el punto de vista opuesto; soy consciente de que "Filogenia" dista mucho de ser obra de total actualidad. Pero me resulta de lamentar que las consecuencias de una logomaquia que ya podría estar superada, hayan impedido hasta el momento valorar adecuadamente la aportación ameghiniana al evolucionismo. Apuntemos de paso que Ginochet, en su reciente libro sobre la lógica y la dinámica del poblamiento vegetal, exalta la necesidad de una integración de las distintas corrientes del pensamiento evolucionista. Lamarckismo y darwinismo serían ambas doctrinas válidas y no excluyentes para revelarnos las causas de la evolución.

En síntesis: Varios antecedentes demuestran el profundo arraigo que tuvo el evolucionismo en los momentos liminares del desarrollo

de nuestras ciencias naturales; por obra de Ameghino hemos tenido aportaciones enjundiosas al desarrollo del transformismo. El panorama actual del trabajo de los naturalistas argentinos acusa desinterés y despreocupación por los aspectos técnicos de sus investigaciones y por el evolucionismo. Casi podría decirse entonces que en el aspecto conceptual estamos en verdadero retraso con respecto a las formas en que se ejercitaba la labor en las ciencias naturales en nuestro país, hace alrededor de ochenta años.

No he querido con lo anterior arrogarme una actitud preceptiva y mucho menos admonitoria. No escapo yo mismo a los males y deficiencias de nuestra labor de naturalistas argentinos; pero creo que sólo en la crítica de lo que sintamos envejecido, limitado o digno de superarse, y en nuestra propia autocrítica, encontraremos las vías para el mejoramiento de nuestro trabajo y para la mayor calificación del aporte que, como científicos, estamos obligados a proporcionar al desarrollo de nuestro país. La celebración darwinista puede ser ocasión propicia para asumir un compromiso de superación.

## Embriogenesis y Filogenia

Por VICTOR GARCIA \*

---

ABSTRACT.— An account is given of the use of embryological data in solving some problems presented by phylogenetic taxonomy as well as the current ideas about the critical value of embryology as an aid in establishing plant relationships.

Es cada vez más frecuente la aplicación de datos anatómicos, citológicos y embriológicos en la dilucidación de problemas filogenéticos, sobre todo en aquellos casos en que los datos morfológicos son insuficientes.

Los estudios anatómicos, entre los que se podrían citar los relacionados con el xilema y la vascularización de la flor, han aclarado diversas relaciones filogenéticas en las monocotiledóneas y en numerosas familias entre las dicotiledóneas. Así lo revela la lectura de los trabajos de diferentes autores entre los que podrían citarse: Bailey (1949, 1951, 1953); Bailey y Sinnott (1914, 1915); Chalk (1937); Cheadle (1942); Eames (1929, 1953); Tippo (1946), etc. Las contribuciones de la citología están reseñadas en los trabajos de Anderson (1934), Cave (1953) y Rollins (1953). El uso de datos embriológicos<sup>1</sup>, en problemas de este tipo, ha ido también en aumento desde los tiempos de Hofmeister y Strasburger que fueron los primeros en sugerir su aplicación a la taxonomía. Esto es evi-

\* Licenciado. Profesor de Botánica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Buenos Aires.

<sup>1</sup> El término *embriología* indica aquí no solamente el estudio del embrión, sino que incluye también el desarrollo de los gametofitos masculino y femenino y el proceso de la fecundación. Con esta acepción es utilizada por numerosos autores modernos (Maheshwari, Jorhi, etc.), siguiendo el criterio adoptado por Mauritzon. Otros autores, como Johansen, siguiendo el criterio de Souàges, prefieren limitar el término al desarrollo del embrión propiamente dicho.

dente en varios trabajos entre los que figuran los de Mauriizon (1939) y Maheshwari<sup>2</sup>.

Si su utilización no es más frecuente, ello se debe a la escasez de datos, explicable si se tiene en cuenta las dificultades técnicas y el tiempo que requiere la preparación de material embriológico. La situación se agrava en la mayor parte de los casos, por la circunstancia de disponer únicamente de material de herbario que es inutilizable para estudios de esta índole. A pesar de estas dificultades, la embriología ha contribuido a la delimitación taxonómica de numerosas familias entre las que figuran las Empetraceae, Lennoaceae, Cactaceae, Onagraceae, Morinaceae, Podostemaceae y Callitrichaceae. Ha contribuido, también, a aclarar las relaciones entre las sub-familias y tribus de las Liliaceae. Más recientemente, los estudios embriológicos han permitido determinar las afinidades de las Stackhousiaceae, han confirmado las estrechas relaciones entre las Orobanchaceae y las Gesneriaceae por un lado, el de las Araceae y las Lemnaceae por el otro, como también las afinidades del género *Lilaeae* con otros miembros de las Juncaginaceae, no justificando su separación en una familia aparte tal como lo sostiene Hutchinson (1934).

Es interesante consignar a este respecto el caso de *Paeonia*, que en las clasificaciones corrientes se ubica entre las Ranunculaceae, a pesar de que se aleja de esta familia por determinadas características morfológicas y anatómicas. El estudio embriológico que de este género realizaron los embriólogos rusos, Yakolev y Yoffe (1957), del Instituto Botánico de Leningrado, ha revelado que a diferencia de lo que ocurre normalmente en las angiospermas, la primera división de la cigota no está acompañada por la formación de paredes y las divisiones siguientes son también de tipo nuclear libre. A esta etapa cenocítica sigue la formación de paredes que no resultan, sin embargo, en la producción del embrión. Este se origina de ciertas células periféricas que forman centros merismáticos, en donde se producen varios primordios de los que, empero, uno sólo llega a constituirse en embrión. Este proceso embriológico es comparable al de *Ginkgo* y aunque los autores se mues-

<sup>2</sup> La versión española de uno de los trabajos de este autor "The place of angiosperm embryology in research and teaching", realizada por J. H. Hunziker, se encuentra publicada en el Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 4 : 1-20. 1951.

tran cautelosos — en el sentido de que la existencia en ambos géneros de una fase cenocítica no correlaciona los procesos embriológicos en gimnos y angiospermas — sugieren que el estudio de la embriología de las especies de *Paeonia* podría ayudar a aclarar algunos de los problemas filogenéticos que plantea el origen de las angiospermas. En todo caso el estudio embriológico justifica la segregación del género *Paeonia* de las Ranunculaceae.

Existe ya una considerable cantidad de datos sobre la embriogenia de numerosas especies, lo que permitió llegar a establecer la existencia de un desarrollo embriológico específico. Esto es evidente, sobre todo, en el caso de las dicotiledóneas, donde la especificación en la segmentación y la regularidad en el desarrollo, ha hecho posible una clasificación de tipos embrionarios. Así Schnarf (1929) es el punto de partida de una clasificación, que ha sido adoptada con pocas modificaciones por Johansen (1950) y Maheshwari (1950), y que incluye cinco tipos. Estos tipos se nombran con la familia a la que pertenece la especie o las especies que han sido más estudiadas desde el punto de vista embriológico y así se distinguen los tipos Crucífera, Asteráceo, Solanáceo, Quenopodiáceo y Cariofiláceo. Para esta clasificación se tiene en cuenta el proembrión de cuatro células y el papel que cada una de estas células desempeña en la organogenia.

Las especies que poseen una misma constitución hereditaria serán similares en su desarrollo embriológico, y viceversa, especies con un desarrollo embriológico similar poseerán afinidades taxonómicas. Souèges ha expresado, que la dificultad en determinar las relaciones entre las plantas tomando como base la forma adulta, que puede estar afectada en mayor o menor grado por factores extrínsecos, podría solucionarse estableciendo las relaciones entre las plantas mediante las primeras segmentaciones las que, a su vez son determinadas en gran parte por factores internos. Las plantas estrechamente emparentadas estarán sujetas a las mismas leyes durante el desarrollo del embrión. Souèges (Apud Johansen, 1950), designa como arquetipos o tipos fundamentales a los que se pueden definir por medio de leyes y limita estas leyes a las cuatro primeras generaciones del embrión.

La determinación de los tipos embrionarios en muchas familias de las angiospermas no parece, sin embargo, justificar esta suposición, ya que pueden ocurrir dentro de una misma familia, varios

tipos embrionarios y variaciones y familias muy alejadas taxonómicamente pueden presentar embriones de tipo similar. La explicación de estos fenómenos de superposición y divergencia sólo se puede lograr, según Warlaw (1955), si se tienen en cuenta factores dinámicos. Este autor considera a la cigota como un sistema de reacción, cuya constitución y comportamiento sólo conocemos superficialmente. Pequeños cambios metabólicos, producidos a su vez por pequeñas modificaciones genéticas, pueden originar considerables diferencias en el desarrollo embrionario lo que permitiría explicar el hecho de que sistemas de constitución diversa, puedan producir tipos de segmentación embrionaria similar. Por ello los datos obtenidos sobre el desarrollo del embrión hasta el presente, tienen un valor filogenético limitado, si no se los utiliza en combinación con otros datos entre los que se incluyen el tipo de tapete, el desarrollo y organización del gametofito masculino, el desarrollo y estructura del óvulo, forma y extensión del nucelo, etc.

Por otra parte, las diferencias que existen entre los diversos grupos de plantas con referencia a su morfología o estructura, desaparecen en gran parte en el nivel embrionario, donde el número de caracteres comunes es relativamente grande. Warlaw (1958) considera que desde las algas<sup>3</sup> hasta las angiospermas, los diversos grupos de plantas comparten las siguientes características:

1. Ya se trate de una espora o de una cigota madura o recién fecundada, se produce una acumulación diferencial de metabolitos en los dos extremos diametralmente opuestos, quedando así establecida la polaridad del nuevo organismo.

2. En el establecimiento de esta polaridad, es importante considerar la influencia de los tejidos adyacentes, en el caso de que la cigota se encuentre rodeada por otras células, o de los factores ambientales, en el caso de las algas que poseen cigotas libres. Así, la polaridad de la cigota de *Fucus*, que ha sido intensamente estudiada desde el punto de vista experimental, puede modificarse por diversos factores ambientales, tales como la temperatura, el gradiente de pH, la centrifugación, la iluminación lateral, etc.

3. En la cigota polarizada, el polo apical o distal se convierte

<sup>3</sup> Warlaw considera como embrión a la organización que se produce a partir de una cigota o de una espora y por lo tanto sus discusiones embriológicas incluyen también las algas.

en el centro principal de crecimiento, síntesis de proteínas y morfogénesis. Este polo apical es un centro fisiológicamente dominante y es morfogenéticamente independiente, como lo revelan los ápices que han sido aislados de los tejidos laterales por medio de incisiones longitudinales y también aquellos que se han desarrollado en medios de cultivo. El polo proximal o basal se caracteriza por la acumulación de sustancias osmóticas activas, y sus células se vacuolizan en mayor o menor grado.

4. La primera división de la cigota es en general transversal y es estimulada, probablemente, por el aumento de tamaño y la inestabilidad asociada con la heterogeneidad metabólica. La división celular tiende a restaurar el equilibrio en el sistema, siendo la posición de la pared tal, que las fuerzas presentes en las dos células hijas se equilibran. De acuerdo con la naturaleza y la distribución de estas fuerzas, la cigota puede dividirse en dos partes más o menos iguales, o puede dividirse en una pequeña célula distal y una gran célula basal. La naturaleza de esta división está así determinada por el metabolismo y la constitución específica de la cigota.

5. Durante el crecimiento posterior del embrión la posición de las sucesivas paredes sigue la ley de Errera, es decir, que la división celular se realiza por medio de paredes de área mínima.

6. A medida que el desarrollo embrionario avanza, comienzan a actuar los factores ambientales y genéticos, el crecimiento es alométrico o diferencial y el embrión comienza a asumir una forma determinada. Es así posible una gran cantidad de formas, aunque existen algunas excepciones, como sucede en algunas algas coloniales, donde el desarrollo axial es concomitante con la polaridad.

7. Mientras el embrión es todavía pequeño muestra un gradiente acrópeto de disminución en el tamaño de las células. Con excepción de aquellas algas cuyo crecimiento se produce a expensas de un meristema intercalar, la región distal del eje donde persisten los caracteres embrionarios se organiza histológicamente en un punto de crecimiento apical.

8. Los tejidos basales del embrión toman las sustancias del medio y las transportan hacia el ápice. El crecimiento primario tiene la naturaleza de un crecimiento por acrecentamiento, los tejidos más viejos se vuelven rígidos y firmes y exhiben tipos de diferenciación concéntricos y radiales.

Estas homologías de organización que se encuentran en todos los

vegetales autótrofos, ha sido atribuida por el mismo autor a una o varias de las siguientes causas: *a*) el origen de todas las plantas a partir de un antecesor común; *b*) a la acción morfogenética de los mismos factores físicos y químicos, y *c*) a la evolución paralela o convergente de sistemas genéticos.

Si bien es indudable que las diferencias entre los embriones de especies próximas o de especies ubicadas en los grandes taxones es una consecuencia directa de su constitución genética, diversos factores ambientales como el establecimiento de gradientes de difusión, la acción de la gravedad, de la luz, de la tensión superficial como también los fenómenos internos tales como la correlación, la relación recíproca de las partes, pueden estar involucrados en el proceso embrionario.

Algunos autores han considerado de primordial importancia la organización protoplasmática de la oófera. Es así que Woodger (apud Warlaw, 1955), opina que en adición a la teoría del gene se necesita una teoría de la estructura de la cigota si se quiere tener una explicación de lo que acontece en el desarrollo embrionario.

No obstante estar aún lejos de la posesión de un conocimiento exacto de los factores que actúan en el desarrollo embrionario, existen, salvo algunas excepciones, características comunes a todos los grupos de plantas desde las algas hasta las Angiospermas tal como lo hemos indicado anteriormente. Según Warlaw (1955), esto podría atribuirse a que comparten una sustancia común y que las divergencias morfológicas que aparecen luego se deben a la acción de los genes específicos, o bien, a que la sustancia viva es diferente en los diversos grupos y que las semejanzas en el desarrollo embrionario, o se deben a la evolución paralela o convergente, o a la acción de los mismos factores extrínsecos. La persistencia de mecanismos fisiológicos comunes a todos los grupos, como también datos procedentes de otras fuentes, hacen más aceptable la primera de las interpretaciones.

Es común el acuerdo en considerar que las briofitas, pteridofitas y espermatofitas han tenido como antecesores a las algas verdes. De acuerdo con Fritsch (1945), serían las formas más evolucionadas pertenecientes al orden de las Chaetophorales las que habrían dado lugar a formas terrestres, origen de las briofitas, y de los diversos tipos de plantas vasculares. La embriogenia de estas algas,

sin embargo, no suministra ninguna clave de cómo pudo esto haber tenido lugar, ya que salvo la existencia de un filamento polarizado, y del crecimiento mediante una célula apical, no existe en el desarrollo de estas algas nada que sea comparable con los demás grupos de plantas terrestres. Las algas rojas y las algas pardas muestran ya una similitud en el desarrollo embrionario con las arquegoniadas. Así, por ejemplo, la polaridad está determinada en un estado temprano del desarrollo embrionario; la célula distal se transforma en el centro activo de crecimiento y el desarrollo se produce con una gran regularidad, como en las formas superiores. Es importante como lo hace notar Warlaw, que este desarrollo tiene lugar en un medio acuático independiente por completo de la nutrición de los progenitores. En las briofitas las divisiones de la cigota diferencian una célula apical, pero después de un breve período de divisiones se forma la cápsula que lleva las esporas. La primera división de la cigota se produce en ángulo recto al eje, y el embrión es invariablemente exóscopico, es decir, el desarrollo del ápice se produce hacia el cuello del arquegonio. Una excepción la constituye *Anthoceros*, donde el primer tabique es vertical y donde el crecimiento del esporofito continúa durante algún tiempo merced a la actividad de un meristema intercalar, situado en la base del esporofito. El arquegonio de *Anthoceros*, a diferencia del resto de las briofitas, está incluido en el tejido del gametofito, por lo que es de esperar que esté sometido a influencias diferentes que en las restantes briofitas donde el arquegonio es una estructura pedunculada no rodeada lateralmente de tejidos.

Se han hecho comparaciones entre los gametofitos de *Anthoceros* y los de algunas plantas vasculares sugiriéndose que este género podría ser el vínculo entre las briofitas y las pteridofitas. Según Warlaw, la existencia de parentesco entre estos dos grupos estaría representado por plantas que poseyeran un gametofito taloso y una robusta embriogenia en la que el crecimiento apical persistiera por algún tiempo, antes de producirse la fase esporofítica. La falta de una especie que posea estas características es indicación para Warlaw, de la falta de parentesco entre estos dos grupos de plantas, y los estudios embriológicos concuerdan con los datos de otras fuentes en el sentido de que ambas formas descienden de un antecesor común.

La embriogenia de *Lycopodium* y *Selaginella* es muy similar lo

mismo que la de los helechos leptos y eusporangiados, pero en su desarrollo embriológico las Psilotineae, Lycopodineae, Equisetineae y Filicineae son bastante diferentes como para considerarlas distintas líneas filogenéticas aunque posiblemente unidas a un antecesor común. No existen mayores semejanzas entre los estados embrionarios de las gimnospermas y de las pteridofitas, por una parte, y las gimnos y angiospermas por la otra. Si bien algunos caracteres de la embriogenia de las gimnospermas recuerda la de las angiospermas, ellos sugieren más bien una evolución paralela que una descendencia de un antecesor común.

Maheshwari (1950) considera que el problema más difícil de la embriología de las angiospermas, lo constituye el origen del embrión de las monocotiledóneas a partir del de las dicotiledóneas. En las primeras, el cotiledón es terminal y el ápice del vástago se encuentra colocado lateralmente, en tanto que en las últimas el ápice del vástago es terminal y los dos cotiledones se encuentran situados lateralmente.

Se ha sugerido que el cotiledón único presente en las monocotiledóneas, ha resultado de la fusión de dos primordios separados o bien que dos cotiledones se encuentran al principio, habiendo desaparecido uno de ellos durante el desarrollo del embrión. Ambas interpretaciones están justificadas tanto por estudios anatómicos como por estudios morfológicos. Coulter y Land (1914) encontraron que en el desarrollo embrionario de *Agapanthus umbellatus*, existen al principio dos primordios en la zona cotiledonar. En la generalidad de los casos sólo uno de estos primordios se desarrolla en el cotiledón terminal, ocupando el vástago una posición lateral. En otros casos, sin embargo, los dos primordios pueden desarrollarse originando un embrión con dos cotiledones. Estos mismos autores interpretan el embrión de las Gramineae desde un punto de vista similar, en donde el escudete representaría el cotiledón funcional en tanto que el epiblasto representaría el rudimento del segundo cotiledón. Se pueden observar todos los estados de desarrollo, desde aquellos géneros en donde existe un epiblasto bien desarrollado hasta aquellos donde se encuentra prácticamente ausente. El aparato cotiledonar sería siempre la misma estructura, que se forma de la misma manera, y que sólo variaría en los detalles de su expresión final. Este punto de vista parece estar jus-

tificado por la presencia de un cotiledón en numerosas dicotiledóneas, no existiendo por lo tanto ninguna diferencia fundamental entre la mono y las dicotiladóneas en lo que se refiere a la ontogenia del proembrión.

Teniendo en cuenta todas estas observaciones Maheshwari (1950) ha llegado a la conclusión de que si bien la embriología no suministra ninguna información respecto a los antecesores de las angiospermas, indica sin embargo, que el grupo es probablemente monofilético. Warlaw (1955), por otra parte, supone que si los antecesores de las monocotiledóneas presentaban dos o más cotiledones, existe la posibilidad de que las monocotiledóneas constituyan un grupo polifilético, y mientras algunas han derivado de dicotiledóneas primitivas otras pueden haberse originado de grupos más avanzados.

#### BIBLIOGRAFIA

- AGRAWAL, J. S. 1952. *The embryology of "Lilaea subulata" H. B. K. with a discussion on its systematic position.*—Phytomorphology 2 : 15-29.
- ANDERSON, E. 1934. *Origin of angiosperms.*—Nature 133 : 462.
- EVERY, G. S., JR. 1930. *Comparative anatomy and morphology of embryos and seedlings of maize, oats, and wheat.*—Bot. Gaz. 89 : 1-39.
- BAILEY, I. W. 1949. *Origin of angiosperms: need for a broadened outlook.*—Journ. Arnold Arb. 30 : 64-70.
- 1951. *The use and abuse of anatomical data in the study of phylogeny and classification.*—Phytomorphology 1 : 67-69.
- 1953. *The anatomical approach to the study of genera.*—Chron. Bot. 14 : 117-120.
- BOYD, L. 1931. *Evolution of the monocotyledonous seedling a new interpretation of the grass embryo.*—Trans. and Proc. Bot. Soc. Edin. 30 : 286.
- CAVE, M. S. 1948. *Sporogenesis and embryo sac development of "Hesperocallis" and "Leucocrinum" in relation to their systematic position.*—Amer. Jour. Bot. 35 : 343-349.
- CAVE, M. S. 1953. *Cytology and Embryology in the delimitation of genera.*—Chron. Bot. 14 : 140-151.
- COULTER, J. M., AND LAND, W. J. G. 1914. *The origin of monocotyledons.*—Bot. Gaz. 57 : 509-519.
- 1915. *The origin of monocotyledons. II Monocotyledony in grasses.*—Ann. Mo. Bot. Gard. 2 : 195-183.
- COY, G. V. 1928. *Morphology of "Sassafras" in relation to phylogeny of angiosperms.*—Bot. Gaz. 86 : 580.

- CRÉTÉ, P. 1955. *L'application de certaines données embryologiques a la systématique des Orobanchacées et de quelques familles voisines.*—Phytomorphology. 5 : 422-433.
- CHALK, I. 1937. *The phylogenetic value of certain anatomic features of dicotyledonous plants.*—Ann. Bot. n. s. 1 : 429-437.
- CHEADLE V. I. 1942. *The role of anatomy in phylogenetic studies of the Monocotyledoneae.*—Chron. Bot. 7 : 253-254.
- EAMES, A. J. 1929. *The role of flower anatomy in the determination of angiosperm phylogeny.*—Proc. Int. Cong. Plant Sci. 1926. (Ithaca, N. Y.) 1 : 423-427.
- 1935. *Morphology of vascular plants (lower groups).* Mc Graw-Hill. New York.
- 1952. *Relationships of the Ephedrales.*—Phytomorphology. 2 : 79-100.
- 1953. *Floral anatomy as an aid in generic limitation.*—Chron. Bot. 14 : 126-131.
- EARL, T. T. 1938. *Embryology of certain Ranales.*—Bot. Gaz. 100 : 257-275.
- FRITSCH, F. E. 1945. *Studies in the comparative morphology of the algae. IV Algae and archegoniate plants.*—Ann. Bot. N. S. 9 : 1-27.
- HUTCHINSON, J. 1934. *The families of flowering plants.*—London
- JOHANSEN, D. A. 1945. *A critical survey of the present status of plant embryology.*—Bot. Rev. 11 : 87-107.
- 1950. *Plant embryology.*—Chronica Botanica. Co., Waltham. Mass.
- JOHRI, B. M. AND BHATNAGAR, P. 1955. *A contribution to the morphology and life history of "Aristolochia".*—Phytomorphology. 5 : 123-137.
- JUST, TH. 1946. *The use of embryological formulas in plants taxonomy.*—Bull. Torrey Club 75 : 351-355.
- 1953. *Generic synopses and modern taxonomy.*—Chron. Bot. 14 : 103-113.
- LAWRENCE, G. H. 1953. *Plant genera, their nature and definition.*—Chron. Bot. 14 : 117-120.
- 1955. *Taxonomy of vascular plants:* The Macmillan Company. New York.
- MAHESHWARI, P. 1950. *An introduction to the embryology of angiosperms.* McGrawhill. New York.
- 1954. *The embryology of "Wolffia".*—Phytomorphology 4 : 355-365.
- MAURITZON, J. 1939. *Die bedeutung der embryologischen Forschung für des natürliche system der Pflanzen.*—Lunds. Univ. Arsskr. n. f. II, 35 (15) : 1-70.
- METCALFE, C. R. 1936. *An interpretation of the morphology of single cotyledon of "Ranunculus ficaria" based on embryology and seedling anatomy.*—Ann. Bot. 50 : 103-120.
- MOSELEY, M. F., AND BOOKS, R. M. 1955. *Studies of the Garryaceae. I. The comparative morphology and phylogeny.*—Phytomorphology. 5 : 314-346.
- MARANG, N. 1953. *The life history of "Stackhousia linariaefolia" A. Cunn. with a discussion of its systematic position.*—Phytomorphology. 5 : 485-493.
- RAM, MANASI (nés Ghosh). 1956. *Floral morphology and embryology of "Trapa bispinosa" Roxb. with a discussion on the systematic position of the genus.*—Phytomorphology 6 : 312-323.

- SINNOTT, E. W., AND BAILEY, I. W. 1914. *Investigations on the phylogeny of the angiosperms*. Part. 3.—*Amer. Jour. Bot.* 1 : 441-453.
- 1914. *Investigations on the phylogeny of the angiosperms*. Part 4.—*Ann. Bot.* 28 : 547-600.
- 1914. *Investigations on the phylogeny of the angiosperms*. Part. 5.—*Amer. Jour. Bot.* 2 : 1-22.
- SMITH, W. G. 1939. *Cryptogamic Botany*. Vol. II. *Bryophytes and Pteridophytes* Mc Graw-Hill, New York.
- SCUÈGES, R. 1919. *Les premières divisions de l'oeuf et les différenciations du suspenseur chez le "Capsella bursa-pastoris"*. Moench.—*Ann. Nat. Ser. Bot.* 10 : 1-28.
- 1925. *Développement de l'embryon chez l'"Euphorbia exigua" I.*—*Bull. Soc. Bot. France.* 72 : 1018-1031.
- TIPPO, O. 1946. *The role of wood anatomy in phylogeny.*—*Amer. Midl. Nat.* 36 : 362-372.
- WARLAW, C. W. 1954. *Experimental and analytical studies of Pteridophytes*. XXVI. "*Ophioglossum vulgatum*". *Comparative morphogenesis in embryos and induced buds.*—*Ann. Bot. N. S.* XVIII 397-406.
- 1955. *Embriogenesis in plants.*—Methuén and Co. Ltd. London.
- 1955. *Evidence relating to the diffusion-reaction theory of morphogenesis.*—*New Phytol.* 54-39-48.
- *The chemical concept of organization in plants.*—*New Phytol.* 54 : 302-310.
- YAKOVIEV, S. M. AND YOFFE, M. D. 1957. *On some peculiar features in the embryogeny of "Paeonia" I.*—*Phytomorphology.* 7 : 74-82.

# Nuevas ideas sobre la megaevolución <sup>1</sup>

Por KONSTANTIN GAVRILOV \*

ABSTRACT. — The author gives a detailed account of the article of E. Marcus (1958) *On the Evolution of the Animal Phyla*, appeared in the *Quarterly Review of Biology*, comparing the new system proposed by the Brazilian zoologist with the classification of invertebrates sustained by Hyman.

En el número de marzo de 1958 de la revista "*The Quarterly Review of Biology*", apareció un interesante artículo del Dr. E. Marcus, profesor de Zoología de la Universidad de São Paulo, Brasil, sobre la evolución de los phyla animales. El nombre del autor es bien conocido en los círculos de especialistas en los distintos grupos de Invertebrados y su opinión es indudablemente de gran peso en este dominio. Pero no solamente ello, sino que toda la argumentación, todo el enfoque del tema deben atraer la atención de los zoólogos, como un serio intento de reivindicación sobre nuevas bases de las antiguas teorías de Haeckel y de Sedgwick acerca del desarrollo filogenético de los grandes grupos de animales.

Marcus pertenece a la escuela de Heider y en sus conclusiones coincide con Ulrich (1950) y Remane (1954). No obstante, estas conclusiones se oponen radicalmente a las no menos serias y no

<sup>1</sup> Acerca del artículo de E. MARCUS, 1958, *On the evolution of the animal phyla*, en *Quart. Rev. Biol.*, vol. 3, nº 1, pp. 24-58.

\* Profesor de Anatomía y Fisiología Comparadas, de Embriología e Histología y de Biología en la Escuela de Ciencias Naturales y en la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional de Tucumán. Encargado del Laboratorio de Anatomía Comparada y de la Sección Helmintología del Instituto "Miguel Lillo" de la Universidad Nacional de Tucumán.

menos argumentadas, de Hyman (1940-1951), que actualmente tienen un gran crédito en la esfera de la Zoología.

La aparición del artículo de Marcus reabre, por lo tanto, una importante discusión que ya existe desde fines del siglo pasado, pero lo hace con acopio de un material nuevo y de hechos más abundantes y más vasta y profundamente explorados.

Lo esencial del pensamiento de Marcus — que exponemos en forma relativamente extensa para introducir en la bibliografía castellana los datos respectivos — consiste en lo siguiente:

La raíz básica ancestral del reino animal la constituyen los Fito-monadinos — Flagelados holofíticos, a partir de los cuales divergen las restantes líneas de Protozoos, ante todo, los Zoomastiginos. Los Amebinos son polifiléticos; descienden de varios órdenes de Fito y Zoomastiginos. Los Radiolarios y los Foraminíferos provienen de los Dinoflagelados, y los Ciliados, de los Opalinidos — un orden particular de Zoomastiginos. Se analizan, además, las relaciones entre los otros grupos de Protozoos.

El problema de los Mesozoos — Diciémidos y Ortonéctidos — lo resuelve el autor en el sentido de que son organismos histozoarios y no de modo alguno moruloideos; es decir, no representan estereoblástulas, sino que pueden compararse con las larvas simplificadas de tipo miracidio, o con los machos atrofiados de *Bonella*. Podrían derivar de los Tremátodos, siendo larvas digenéticas con una organización atrofiada, muy reducida, y con un complejo ciclo vital.

El origen de los Metazoos se rastrea desde los Protozoos coloniales. No obstante, al autor subraya que “aunque tenemos que imaginar que los Metazoos se inician como colonias protozoarias, su cuerpo puede ser comparado solamente con un cigoto citomórfico diploide (Boettger, 1952), subdividido por escisión diploide continua, y no con una colonia de individuos unidos mediante un involucro mucoso” (p. 26).

En relación con esto y en concordancia con Remane (1952) y Jägersten (1955), Marcus reivindica, recurriendo a varios argumentos, la idea acerca de la significación filogenética de la celoblástula y la gastrulación embólica (por invaginación), así como la hipótesis según la cual el antecesor común de todos los Metazoos ha sido la arquigástrula o gastraea supuesta por Haeckel (1874), que precisamente surge por el aludido proceso de gastrulación embólica. El primitivo organismo hipotético, presumido por otros

autores — la parenquímela (parenquímula, fagocitela, planuloide) — que surge por una gastrulación apolar y representa una estereogástrula, debería tener dificultades mucho mayores en cuanto a los procesos de respiración, excreción y defecación, y es menos admisible para el autor en calidad de un metazoo ancestral primario.

La línea de los Metazoos diverge de la de los Protozoos desde el comienzo de la evolución del reino animal. La separación nítida del soma y el germen, en los Metazoos, caracterizada además por una creciente preponderancia e importancia del soma, indica, entre otras cosas, que estos animales aparecieron más tarde que los Protozoos.

Los Poríferos (Espongiarios) y los Cnidarios debieron originarse simultáneamente a partir de los animales más antiguos, los Zoomastiginos, que constituyen su raíz común. En tanto que *Proterosporgia* no resultó sino un fragmento regenerado de una esponja (Tuzet, 1945), no se conocen las formas transitorias entre los Flagelados y los Poríferos. No es en absoluto obligatorio deducir a estos últimos de los Canoflagelados (las larvas de los Espongiarios presentan células flageladas simples). Las capas definitivas de las Esponjas calcáreas y otras surgen por un proceso similar a la invaginación, mientras que la antiguamente supuesta, en algunos casos, inversión de las hojas embrionarias se interpreta hoy en día como una inmigración multipolar (Meewis, 1938). La línea evolutiva de los Poríferos termina ciegamente.

En cuanto a los Cnidarios, que provienen de los Flagelados provistos de cnidotricocistos, Marcus, siguiendo a Ulrich (1950), Romane (1954) y Jägerstein (1955), invierte el orden de la secuencia comúnmente admitida en su evolución (Hidrozoos, Escifozoos, Antozoos), y como forma ancestral primitiva toma a un pólipo tetrarradiado, dotado de cuatro sacos gástricos separados por los tabiques, probablemente solitario y que presenta, en su ontogénesis, una celoblástula y una gástrula embólica. A partir de dicha forma ancestral surgieron dos líneas filéticas: *a*) una representada por un pólipo antozoario, que muestra el desarrollo de una faringe ectodérmica, el aumento del número de septos y una manifiesta tendencia a la simetría bilateral (ante todo, en lo que atañe a la boca y la faringe, y ello tanto en la larva como en el adulto), con el establecimiento ulterior de una organización hexarradiada; y

b) la caracterizada por la aparición de medusas (el primer paso en la transformación del pólipo en la medusa debía ser la estrobilación monodiscoide) y la alternancia de las generaciones. En los Escifozoos, se conservó la posición endodérmica original de las células sexuales y su liberación por la boca y, además, los individuos medusoides y polipoides difieren a menudo poco entre sí en las formas primitivas. Los Hidrozoos presentan pólipos simplificados. De los Hidrozoos gimnoblastos surge el grupo muy especializado de los Sifonóforos.

Marcus no admite la idea de Jägersten (1955) de que una gastraea monoaxial debía transformarse en una bilaterogástrula que sería la forma ancestral tanto de los Poríferos y los Cnidarios, como de los Ctenóforos y los Bilaterios. Cree que la simetría bilateral, ya insinuada en los Antozoos, es una innovación adaptativa y que la filogénesis temprana de los Metazoos puede ser comprendida sin admitir la bilaterogástrula del nombrado científico. Según varios caracteres, los Ctenóforos (que no pueden de modo alguno deducirse directamente de los Hidrozoos) debían surgir antes que la línea evolutiva de los Cnidarios se haya diferenciado; tenían con estos animales un corto trayecto en común y luego constituyeron una rama particular. Sus formas primitivas fueron pelágicas.

La idea de Graff (1882) de que los Turbelarios acelos conectan a los Celentereos con los Bilaterios es rechazada por Marcus. En general, los Plathelminthos (igual que los Nemertinos y los Asquelminthos) no se consideran como eslabón primitivo en el sistema filogenético de los Bilaterios, sino como producto de simplificación, de reducción y atrofia. Para Marcus, los Bilaterios han evolucionado o a partir de las larvas de Antozoos, o (aun más probable) a partir de los Ctenóforos. En ambos casos su antecesor debía ser un organismo pelágico, condición que ni para Heider (1914), ni para Marcus no debía impedir el desarrollo de la simetría bilateral. Toda una serie de características de los Ctenóforos (placa sensorial apical, homóloga del cerebro; estructura de los cordones nerviosos; desarrollo de los músculos; esbozos apenas insinuados de los conductos genitales) permiten creer que ellos, o formas parecidas, tuvieron la importancia filogenética aludida. Es interesante la anotación referente a las observaciones de Heider (1927) acerca de la invaginación facultativa de los cordones nerviosos, en los Ctenóforos fuertemente estimulados; ellas sugieren la idea de cómo pudo

adquirirse el hundimiento del sistema nervioso hacia la profundidad del cuerpo.

Marcus vuelve a la antigua hipótesis de Sedgwick (1884) relativa a la formación enterocélica del celoma, a título de la modalidad primaria del proceso, y considera los sacos celomáticos primitivos como equivalentes filogenéticamente a la bolsas gástricas de los Antozoos, los Escifozoos y los Ctenóforos. Para él, todos los Bilaterios sin excepción son celomados o, al menos, derivan de los anterosores celomados. Ambos términos — Bilaterios y Celomados — se aplican por lo tanto como sinónimos.

Los Bilaterios evolucionaron según dos líneas diferentes: *a*) la de los Protostomios (sinónimos: Gastroneurales, Hiponeurios) y *b*) la de los Deuterostomios (sinónimos: Notoneurales, Epineurios), iniciándose respectivamente con los Tentaculados (Braquiópodos, Foronídeos, Ectoproctos y Endoproctos) y los Hemicordados (Pterobranquios y Enteropneustos), cuyos rasgos comunes están reunidos en los antecesores hipotéticos de ambas ramas, los Protocecelomados, de acuerdo a la denominación de Mc. Brige (1914). Ambos grupos iniciales de las dos líneas filéticas señaladas se designan con el término de Masterman (1898-1900) "Arquicelomados", en calidad de una cómoda agrupación sin valor taxonómico estricto.

Los aludidos antecesores de los Bilaterios difieren de las larvas de Antozoos o los Ctenóforos, que les dieron origen, por poseer un ano que probablemente surgió por la división del blastoporo (oroprocto); mejor dicho, la faringe ectodérmica del hipotético precursor de los Arquicelomados se dividió, dando origen al estomodeo y el proctodeo de los Bilaterios.

Al alargarse el ctenóforo o la larva antozoaria, en el curso de su transformación en el antecesor de los Bilaterios, sus ciclómeros se convirtieron en antímeros (Sedgwick, 1884). Surgieron los arquimetámeros: el anterior impar — el protocele (axocele) — y los siguientes pares, los mesoceles (hidroceles) y metaceles (somatoceles). Siguiendo a Remane (1954), Marcus admite un carácter tetrámero primitivo del antecesor aludido: es decir, supone que el primordio posterior impar de celoma enterocélico se ha dividido ulteriormente en dos, resultando el cuadro mencionado.

Los antecesores de los Tentaculados y los Hemicordados ya debían poseer los sistemas circulatorio y excretor, cuyo origen es difícil imaginar. En cuanto a los propios animales arquicelomados,

poseen tanto los poros excretores, como los protonefridios y los metanefridios, y no es claro cuál de estos tipos de órganos excretores fué el más primitivo. Marcus supone que fueron los metanefridios los que caracterizaban a los Bilaterios ancestrales, sirviendo simultáneamente para la evacuación de los excrementos y la eliminación de los productos genitales.

Los Protocecelomados —antecesores comunes de los Arquicelomados y por consiguiente de los restantes Bilaterios— fueron probablemente animales de estructura epitelial, con poca cantidad de tejido conjuntivo y de parénquima; posiblemente tenían, sobre su mesosoma, un par de tentáculos y sobre la boca primitiva un sulco y un sùculo, que luego se convirtieron, en el curso de la evolución ulterior, en el endostilo y el epistilo. El bilaterio ancestral debía poseer ano.

La Embriología confirma los hallazgos de la Morfología Comparada, revelando la existencia en los Bilaterios, de un tipo “protostomio” o espiral de determinación del desarrollo embrionario, y de otro tipo “deuterostomio”.

La línea de los Espiralios (designación unificadora, sin significación taxonómica estricta, dada al primero de estos grupos de animales) surge a partir de los Tentaculados y lleva, posiblemente a través de los Sipunculoideos, hacia los Moluscos, por un lado, y a los Articulados (cuya culminación son los Artrópodos), por el otro. Basándose en consideraciones de índole morfológica y embriológica, Marcus relaciona nuevamente a los Endoproctos con los Ectoproctos (Briozoos), que últimamente han sido separados como distintos phyla, de posición bastante alejada, y por consiguiente clasifica a los primeros entre los Tentaculados. Interpreta a los Endoproctos como larvas fijas de los Ectoproctos, trocóforas con muy pequeña hiposfera. En general, cree que las larvas de los Bilaterios arcaicos debían ser semejantes a las trocóforas. El clivaje espiral, propio de los Endoproctos, se encuentra también en los Braquiópodos y ya se insinúa en algunos Antozoos primitivos (Actiniarios). Tanto en las larvas y los adultos de los Foronídeos, como en la embriología (desarrollo de celoma) y el tipo larval de los Braquiópodos pueden verificarse rasgos de la iniciación de la línea de los Espiralios.

Según Marcus, los más primitivos Espiralios son probablemente los Sipunculoideos, que no pueden considerarse como Anélidos

simplificados, pues no presentan en ninguna fase de su desarrollo el carácter segmentario del celoma y la cadena nerviosa. También los Nemertinos y los Plathelminths surgen como ramas laterales de la línea evolutiva de los Espiralios. En los Plathelminths, la mayor parte de los órganos es, para Marcus, simplificada, no primitiva. Hubo una reducción de celoma (tal posibilidad se comprueba asimismo en los Hirudíneos que se originan de los Oligoquetos) y, en relación con ello, debe admitirse la pérdida del sistema circulatorio, de los pabellones mesodérmicos de conductos excretores y (en calidad de compensación) el desarrollo de los gonoductos particulares, de muy diversa organización. También se supone que desapareció el ano (fenómeno relativamente frecuente en los Bilaterios) o, mejor dicho, el orificio cloacal, en cuanto debe creerse que, en los antecesores de los Plathelminths, el intestino comunicaba mediante una bolsa (bursa) con la cloaca, a la cual se abrían asimismo los oviductos. Los caracteres ancestrales pueden notarse en varios grupos de los Turbelarios (Macrostómidos, Catenúlidos, Policladídeos). Las larvas de los últimos vermes nombrados pueden interpretarse como trocóforas simplificadas. En cuanto a los Tremátodos, debe considerarse seriamente, conforme a Marcus, el posible origen de los Monogéneos a partir de los Turbelarios dalieloideos (los Temnocéfalos). Los Céstodos (cuyos representantes más primitivos son los Tetrafilidos) derivan de otra familia de los Dalieloideos, los Anoplodíidos.

La raíz de los Nemertinos — una rama independiente de los Espiralios — no está muy alejada de la de los Turbelarios que inician la línea de los Plathelminths. La disposición de los sacos genitales y la existencia del ano, en los Nemertinos, obliga a considerarlos, según Marcus, como más primitivos que los Turbelarios.

Otra rama que sale del tronco evolutivo de los Espiralios es la de los Asquelminths. En el seno de esta agrupación, los Rotíferos muestran relaciones ancestrales con la trocófora y los Anélidos simples o simplificados, y ello en mucho mayor grado que con los Turbelarios. Entre los Rotíferos, los Seisonídeos son los más primitivos. No es claro si debemos interpretar a los Rotíferos como larvas neoténicas de los Anélidos, o como Anélidos que han sufrido una reducción. En todo caso, no podemos ver en los Dinofilidos las formas intermedias entre los Anélidos y los Rotíferos, ya que su organización se debe a un proceso de reducción.

Los Acantocéfalos derivan de los Rotíferos (Haffner, 1950) y sus órganos reproductores se interpretan morfológicamente como partes de un intestino ancestral, originariamente existente. En cambio, los Gastrotricos no pueden derivarse directamente de los Rotíferos, aunque debe admitirse el origen común de ambos grupos a partir de una sola raíz (un anélido simple o simplificado, parecido a la trocófora). Ocupan una posición intermedia entre los Rotíferos y los Nematodos. Sin embargo, estos últimos están más cerca de los Gastrotricos que de los Rotíferos y por consiguiente debieron surgir después de la bifurcación de la línea evolutiva respectiva y a partir de la rama de los Gastrotricos. Los Nematomorfos se relacionan con los Nemátodos y posiblemente serán incluidos en esta clase en el futuro. Con respecto a su origen, deben tomarse en cuenta especialmente los Nemátodos del grupo de los Mermitoideos. Los Kinorincos presentan relaciones tanto con los Gastrotricos, como (y ello en especial) con los Nemátodos. Sin embargo, debido a la organización particular de su faringe (pared de dos capas) y el desconocimiento actual de su desarrollo embrionario, es imposible hoy en día trazar su verdadero origen a partir de alguno de los grupos de Asquelmintos. Lo mismo debe decirse con respecto al origen, e inclusive la posición sistemática, de los Priapuloides, a los cuales Hyman (1951) introduce en el grupo de los Asquelmintos.

Si bien los Moluscos, en cuanto a sus formas inferiores (Solenogastros), se asemejan por la anatomía y la ontogénesis de su sistema nervioso a los Turbelarios, no pueden derivarse de estos Vermes debido a otros caracteres de su organización. El tipo de segmentación de los óvulos y ciertas fases larvales de los Moluscos coinciden con las de los Anélidos. Debemos considerar a los Moluscos como un grupo celomado de los Espiraliós, que tenía un origen común con los Anélidos. El celoma de los Moluscos (pericardio, cavidad gonadal) es homólogo del celoma larval de los Anélidos: en ambos casos corresponde a los deutometámeros, es decir, surge por la división del metacele. Ya Pelseneer (1899) comparaba el saco radular de los Moluscos con el saco faríngeo de los Arquianélidos y varios Poliquetos. El molusco gastrópodo arcaico, todavía viviente, *Neopilina galathea*, recién descubierto por Lemche (1957), que forma un eslabón entre los Poliplacóforos y los Nautiloideos, posee una delgada concha única (dextrógira en esta-

do larval), una rádula, cinco metámeros, cinco pares de nefridios que sirven también para la eliminación de los productos genitales, y los ganglios branquiales en relación con cada branquia; su segmento de la región branquial es muy parecido al típico segmento de los Anélidos. Los primitivos Moluscos vermiformes —Soleno-gastos— carecen de manto y en ningún momento de su ontogénesis presentan una concha. Estos y los Poliplacóforos debían descender de una raíz ancestral común. Los Moluscos superiores —Conquíferos— se aproximan a los Poliplacóforos, pero estos últimos no podían ser sus antecesores directos, debido a las diferencias en la estructura de la concha y el sistema nervioso.

Los Conquíferos debían evolucionar desde el Precámbrico, pues los más antiguos caracoles con simetría bilateral, los Anfigastrópodos y los Diotocardios, ya existían en el Cámbrico.

En relación con la complicada filogenia de los Gastrópodos, Marcus se refiere a las obras de Thiele (1935) y de Boettger (1954).

Los Moluscos bivalvos tienen relación filogenética con los Gastrópodos y hasta con los Poliplacóforos, y de la línea que les precede se desprendieron como rama lateral los Escafópodos, que presentan una organización menos reducida que ellos. La concha bivalva surgió probablemente por la partición mediana de la univalva ancestral. Los más primitivos Bivalvos son los Prosobranquios, y a partir de ellos evolucionan (desde el Ordovícico) los grupos filobranquios (ante todo los Mytiláceos y los Pteriáceos) y culamelibranquios (Trigoniáceos y otros).

En cuanto a los Cefalópodos, que presentan una serie de caracteres primitivos (simetría bilateral; posición posterior de la cavidad paleal; comunicación existente entre el pericardio y el gonocoele; gonoductos separados de los nefridios), hay fundamento para admitir que iniciaron su evolución antes que se hayan separado los Gastrópodos, los Escafópodos y los Bivalvos.

La línea de los Espiralios termina con la agrupación (superphylum) de los Articulados, que engloba a los Anélidos y los Artrópodos. Esta agrupación se caracteriza por el sistema nervioso ventral, de tipo "escalera", y por los tritometámeros, segmentos que se desarrollan en una zona posterior preanal de crecimiento o brotación.

En el plan fundamental de organización de un Anélido debe

destacarse un lóbulo cefálico o prostomio, que carece de celoma y en el cual se desarrolla el cerebro (este lóbulo corresponde al prosoma y a la región apical de la trocófora), tres o cuatro segmentos anteriores, que son deutómeros larvales (metasoma), y los segmentos posteriores, los aludidos tritometámeros, a los cuales se añade la región perianal no segmentada (lóbulo pigidial). Los Vermes, que presentan un plan de organización más simple que éste, deben considerarse (de acuerdo con su embriología y las relaciones taxonómicas) o como más primitivos o como reducidos secundariamente.

A la mayoría de los Arquianélidos cabe interpretarlos como Poliquetos reducidos, procedentes de varias familias. Durante el proceso filético retrógrado, los caracteres larvarios pueden adquirir la significación de los definitivos. Por ello, en varios de los Arquianélidos, podemos presumir los rasgos que fueron propios de antecesores de los Poliquetos. Los parapodios han evolucionado probablemente a partir de los órganos similares a las glándulas adhesivas pares que existen en ciertas especies de *Protodrilus* (Jägersten, 1952). Las sedas serían, por lo tanto, secreciones solidificadas. Originariamente los parapodios cumplían, según esta hipótesis, tanto la función adhesiva como el papel de palancas.

Los Poliquetos, conocidos desde el Cámbrico, fueron el grupo primitivo de los Anélidos. Las formas errantes (segmentos uniformes) son más primitivas que las sedentarias (regiones corporales diferenciadas). Los Mizostómidos parasitarios derivan de los Errantes, desde el Carbonífero.

Actualmente no tenemos datos para precisar exactamente las relaciones filogenéticas de los Clitelados con los Poliquetos. No se sabe a partir de qué agrupación de estos Vermes surgieron los Oligoquetos, ni tampoco cuál de las familias de estos últimos es la más primitiva.

Aunque el mayor número de caracteres primitivos se observa en los Acolosomátidos (entre otros, el sistema nervioso continuo con la epidermis, la presencia de nefridios en casi todos los segmentos, la falta de gonoductos masculinos, cuya función se cumple por los nefridios, y la producción difusa de las células sexuales), la reducción de celoma y otros rasgos no permiten derivar de ellos a las citras familias de los Oligoquetos (en contra de la opinión de Mi-

chaelsen, 1928). Tampoco se los puede considerar como Naididos reducidos, en oposición a la tesis de Stephenson (1930). Son una primitiva rama lateral ciega de los Oligoquetos (Sperber, 1948, Marcus).

Según Marcus (un esquema parecido propone también Yamaguchi, 1953), tienen que admitirse dos líneas filéticas divergentes en la evolución de los Oligoquetos: *a*) Una estaría representada por los Tubificidos y los Naididos, con los cuales se relacionan los Opistocístidos. En todos ellos existen las sedas aciculares, lo que sugiere la idea de un origen a partir de antecesores parecidos a los Poliquetos. La embriología de los Tubificidos presenta características más ancestrales que la de los Naididos. *b*) La otra línea estaría constituida por los Lumbricúlidos y los Freoríctidos. Los Lumbricúlidos (antes considerados por Stephenson como raíz ancestral de los Oligoquetos en general) podrían proceder de los Tubificidos, y a su vez dieron origen a las familias terrestres de los Oligoquetos. A partir de la línea que lleva desde los Freoríctidos (Haplotáxidos) hacia los Hirudineos (Livanov, 1931), se desprendió una rama lateral ciega de los Branquiobdélidos.

Entre los Hirudineos, en cuyo grupo se coloca también *Acanthobdella* como una forma primitiva, pero sin significación ancestral, la línea de los Rincobdélidos es más primitiva que la de los Arincobdélidos (Gnatobdélidos y Faringobdélidos), que son más especializados.

Los Equiuroides se consideran como formas degeneradas, derivadas de los Anélidos. El supuesto eslabón entre ambos grupos —*Poebius*— resultó ser un poliqueto aberrante (Pickford, 1947).

A partir de los Anélidos (Poliquetos) han surgido, probablemente ya en el Precámbrico, los tres grupos de animales reunidos bajo la designación de Paratrópodos (Paratrópodos, Oncópodos), a saber: los Pentastómidos, los Onicóforos y los Tardígrados; así como, en el Cámbrico inferior, los Euartrópodos (iniciándose con los Protostráceos o Protartrópodos y sus derivados).

Los Crustáceos y los Miriápodos, provistos de extremidades articuladas y partes bucales desarrolladas, no pueden tomarse, en oposición a la antigua opinión, como precursores de los Pentastómidos, sino que estos últimos se relacionan, por muchos rasgos, con los Poliquetos y en especial con los Mizostómidos. Los Tardígrados

no pueden descender de los Onicóforos recientes, sino que ambos grupos deben tener un origen independiente, aunque muy próximo.

En cuanto a los Euartrópodos, se admite que sus dos líneas evolutivas principales —los Trilobitomorfos y los Mandibulados— nacen a partir de antecesores comunes: los Protostráceos (Heider, 1914) o Protartrópodos (Snodgrass, 1938), animales reptantes de aspecto de miriápodos, con un par de antenas y extremidades ambulatorias no bifurcadas.

Los Trilobites y sus formas afines, que según Störmer (1944) tenían extremidades de tipo quelicerado (con casi iguales artejos) y no crustáceo, representan para Marcus, en concordancia con Heider (1913), la raíz ancestral de los Aracnomorfos (y no de los Crustáceos, como se creía antes). El análisis de su organización indica que sus rasgos comunes con los Crustáceos pueden interpretarse como *homoiologías* en el sentido de Plate (1922), es decir, como similitud morfo-fisiológica de estructuras que han evolucionado independientemente, en animales filogenéticamente relacionados.

A partir de los Trilobites evolucionaron los Meróstomas (los Xifosuros y los extintos Euriptéridos, derivados de ellos), y en relación con la aparición de las filotráqueas y en parte las tráqueas, la reducción de las extremidades abdominales y la desaparición de los ojos compuestos, los Arácnidos (que surgieron probablemente a partir de las formas parecidas a los Euriptéridos). Los Escorpiones (desde el Silúrico superior) son una rama lateral más antigua de la línea de los Arácnidos. Entre otras líneas, cuyo análisis presenta varias dificultades, el mayor número de caracteres primitivos se conservó en los Pedipalpos, con los cuales se relacionan los Arañeidos y los Palpiógrados. Tomando en cuenta la existencia, en las arañas, de hileras, que son extremidades abdominales modificadas, y la ausencia de extremidades abdominales embrionarias en los Pedipalpos, se puede creer que los primeros son aún más primitivos que los segundos. Otro grupo de Arácnidos lo constituyen los Ricinúleos, los Acaros y los Quelonetos. Los Solifúgidos y los Opliónidos tienen una posición aislada.

Los Pantópodos (Piconogónidos), que carecen de extremidades bifurcadas y presentan una combinación de caracteres crustáceos y quelicerados, derivan probablemente de los Trilobitomorfos.

La aludida línea fundamental de los Mandibulados se dividió muy temprano en otras dos ramas: los Crustáceos y los Antenados.

En los Crustáceos se desarrollaron los exopoditos sobre los basi-poditos de las extremidades, y estas últimas adquirieron un carácter bifurcado o birámico; fué una adaptación a la vida pelágica.

El orden más primitivo de Crustáceos —los Filópodos (en especial el grupo de los Notostracos)— persistió desde el Triásico hasta nuestros días casi inalterado.

Los Malacostráceos (cuya filogénesis está expuesta por Siewing (1956), no son más recientes que los Entomostráceos, sino que han evolucionado paralelamente a ellos.

Los Antenados, que han adquirido formaciones nuevas —las tráqueas—, han producido, en el Silúrico o el Devónico inferior, otras tres ramas filéticas: los Quilópodos (que es el grupo más ancestral entre ellas), los Progoncados (con el orden primitivo Símfilos) y los Insectos.

Los Insectos provienen de los Quilópodos primitivos, dotados de rasgos sinfílicos. Originariamente no tenían las alas; estas últimas evolucionaron (a partir de los lóbulos parantales) dentro de la clase. El grupo más ancestral de los Insectos son los Tisanuros, que inclusive coinciden en ciertos rasgos (órgano frontal mediano) con los Crustáceos. Los otros grupos apterigógenos representan ramas laterales (en muchos aspectos reducidas) de la línea evolutiva principal: Quilópodos-Tisanuros-Pterigotos. Los Colémboles del Devónico medio son los más antiguos Insectos fósiles conocidos.

Es difícil analizar las relaciones filogenéticas de las variadas líneas evolutivas de los Insectos alados, aparecidos simultáneamente en el Carbónico superior o Pensilvánico (entre ellos, los Paleodictiópteros). Los Holometábolos o tenían diferentes antecesores paleozoicos (Weber, 1949), o surgieron de un tronco común, con larvas acuáticas provistas de extremidades abdominales (Jeannel, 1949; Martynov, 1938). Generalmente en la base del árbol genealógico de estos Insectos se coloca a los Efemeroideos, los Libeluloideos y los Perloideos (Plecópteros).

El desarrollo de los Dípteros (a partir de los Mecópteros, desde el Triásico superior) iba paralelamente con el de los Mamíferos, sus huéspedes principales. Los Tricópteros y los Lepidópteros (desde el Jurásico) surgieron a partir de los Neurópteros y evolucionaron junto con las plantas angiospermas.

La línea deuterostomia de los Bilaterios, que arranca de los Pro-

tocelomados hipotéticos, empieza con el phylum arquicelomado: los Hemicordados (Pterobranquios, Enteropneustos). Los Hemicordados, junto con los Equinodermos, constituyen el superphylum de Celomóporos.

En general, los Deuterostomios presentan una mayor unidad del plan de organización y una menor diversidad de estructuras que los Protostomios. Entre los Deuterostomios, los Enteropneustos ofrecen la más acentuada semejanza con el protocelomado ancestral supuesto, y de otro lado, su larva tornaría conecta a este grupo con los Equinodermos (Heider, 1910, 1912, 1914). Según Marcus, el desarrollo indirecto es el más primitivo, prototípico, en estos últimos animales. No obstante, los Pterobranquios (conocidos desde el Ordovícico), a pesar de ser sedentarios o semisedentarios, en oposición al aludido protocelomado, deben considerarse como organismos más primitivos que los Enteropneustos, debido a una serie de rasgos (sistema nervioso más superficial, gonadas más simples). Además, los Pterobranquios pueden compararse con los Protostomios primitivos (Tentaculados).

A partir de los Pterobranquios puede comprenderse el origen de la simetría pentarradiada de los Equinodermos. En *Rhabdopleura*, provista de dos tentáculos, la parte izquierda del cuerpo es la preponderante. Una semejante asimetría de los dos celomas anteriores de los Equinodermos puede interpretarse como herencia de estas relaciones. Lo mismo se observa en los Acranios.

La dipleurula, provista de proto (axo), meso (hidro) y metaceles (somatoceles) pares y posiblemente de un esqueleto mesodérmico en el protosoma, representa al presunto antecesor de los Equinodermos. En ella el sistema aguifero se originó en forma de tentáculos (Hyman, 1955). Los mesoceles se han extendido como dos tentáculos antero-laterales. Los primitivos Carpoideos y Cistoideos tenían una organización simétrica bilateral, como *Rhabdopleura*. La estructura trirradiada (por el desarrollo de un tercer brazo posterior) apareció en los Cistoideos. El pentamerismo se ha establecido por la bifurcación o ramificación del primer par de brazos. En muchos Equinodermos tal proceso de adquisición gradual del pentamerismo puede verificarse aún en la ontogénesis: el hidrocele izquierdo forma cinco lóbulos que a menudo aparecen en distintos momentos.

Después que la dipleurula se fijó mediante su extremo anterior

al fondo, hubo un desplazamiento de la boca y los tentáculos hacia la izquierda. La conexión de los tentáculos primitivamente derechos con el hidrocele izquierdo (metórisis) y la rotación del lado derecho hacia una posición aboral tuvieron como consecuencia que los celomas derechos se hicieran afuncionales, por lo que sobrevino su degeneración (Hyman, 1955). Cuando el hidrocele izquierdo formó un anillo, en relación con el desplazamiento de la boca, los tentáculos asumieron una posición simétrica radial en torno a la misma.

La Paleontología no ofrece muchas enseñanzas acerca de la evolución de las distintas clases actualmente vivientes de los Equinodermos. Los representantes del género *Machaerodia*, del Ordovícico y el Devónico, fueron probablemente dipleurulas provistas de placas recubridoras, sobre un cuerpo flexible. Una estructura tri-radiada primaria se observa en los Cistoideos (Ordovícico medio, hasta el Devónico superior) que se relacionan con los Eocrinoideos (de las que surgieron los Crinoideos), los Paracrinoideos y los Carpoideos, pero no representan el tronco del cual descienden todos los Equinodermos pedunculados y libres. Los Blastoideos derivan probablemente de los Cistoideos de orden Diplopóridos, mientras que los Edriasteroideos se relacionan con otro orden, los Rombiféridos. Los precursores de los Eleuterozoos deben buscarse entre los Edriasteroideos.

Todos los Equinodermos libres tuvieron antecesores sedentarios (Heider, 1913, 1914), aunque éstos no debían ser necesariamente los mismos para todos los grupos de los Eleuterozoos. Coincidiendo con Bather (1901), Mortensen (1928) y los paleontólogos, Marcus cree que los Eleuterozoos han evolucionado a lo largo de tres líneas filéticas: los Holoturoideos, los Steleroideos o Asterozoos (Asteroideos y Ofiuroideos) y los Equinoideos, y ello partiendo de tres distintos Edriasteroideos fijos.

Para Mortensen, los Holoturoideos (desde el Misisipiano) y los Equinoideos (desde el Ordovícico medio) se originaron a partir de antecesores parecidos a *Stromatocystis*, dada la indudable afinidad de ambas clases. Los más antiguos Holoturoideos serían los Apodos, mientras que los más primitivos Equinoideos, los Regulares (los Irregulares, que en su ontogénesis reproducen la fase regular, aparecieron en el Jurásico). Los Equinoideos son los más especializados entre los Equinodermos. Al principio no poseían la linterna

de Aristóteles. *Bothriocidaris* no es un típico equinoideo; representa un tronco ciego que apareció muy temprano y no tiene importancia filogenética; deriva de los Cistoideos diplopóridos.

Los Asterozoos o Steleroideos provienen de las formas parecidas a *Edrioaster*. Los Asteroideos y los Ofiuroideos (ambos grupos se conocen desde el Ordovícico) tenían una raíz común: los Somasteroideos, relacionados con los aludidos Edrioasteroideos. La larva bipinnaria de las Estrellas de mar se aproxima a la primitiva auricularia de los Holoturoideos, que a su vez se asemeja al tipo fundamental de dipleurula. Las placas esqueléticas parecidas a las de los Equinoideos son, en los Asteroideos, adquisiciones secundarias más recientes, que estaban ausentes en las especies más antiguas. Con sus surcos ambulacrales abiertos, los Asteroideos son más primitivos que los Ofiuroideos. Entre los Asteroideos, los Fanerozóonidos son los más antiguos, en cuanto a los órdenes recientes. Entre los Ofiuroideos, los más primitivos son los Estreptofiúridos. La metamorfosis de los Ofiuroideos es muy parecida a la de los Asteroideos. La existencia de las larvas de tipo pluteus, en los Ofiuroideos y los Equinoideos no testimonia acerca de sus relaciones filéticas directas. Las diferencias entre el ofiopluteus y el equinopluteus son más numerosas que las semejanzas.

Entre los Deuterostomios, los Quetognatos y los Pogonóforos tienen una posición incierta. La embriología indica que los primeros (probablemente deuterostomios) son animales celomados primitivos, no segmentados, en los cuales la cabeza y el tronco, con la cola, son homólogos del meso y el metasoma respectivamente de los Arquicelomados. Por ello habría que derivarlos directamente del supuesto antecesor celomado primitivo y admitir que su organización (protosoma, nefridios, vasos) se ha simplificado.

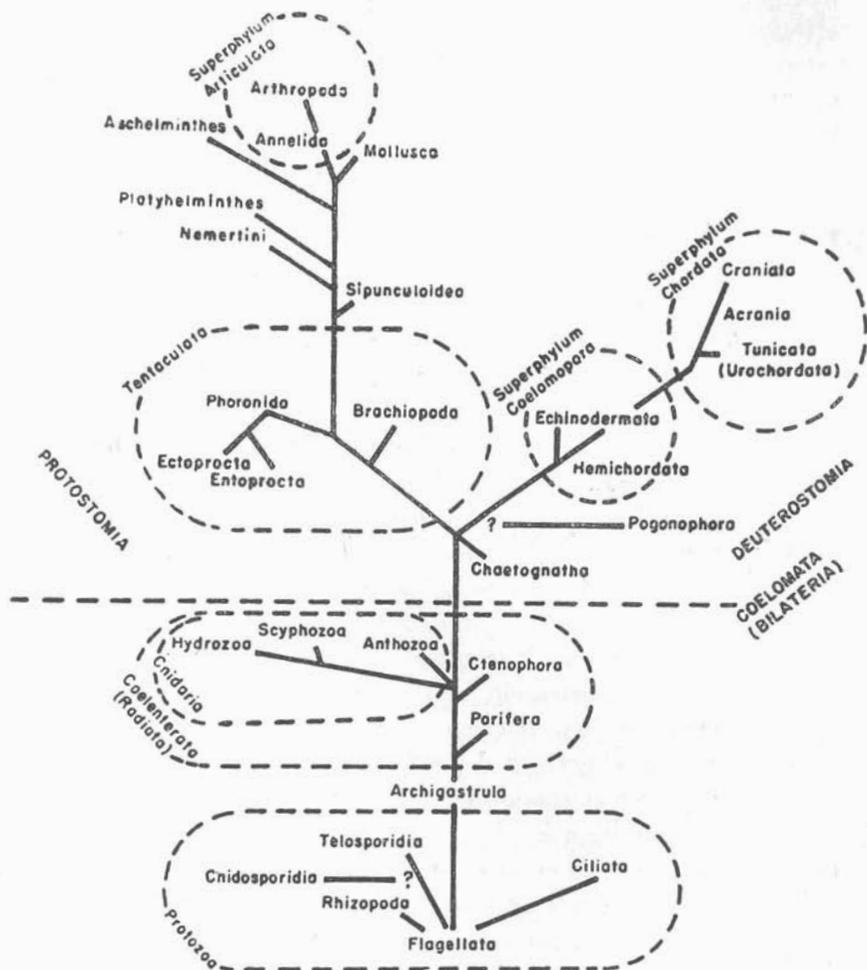
En cuanto a los Pogonóforos, se relacionan probablemente con los Hemicordados.

También los Cordados, en su totalidad, debían tener un antecesor celomado, que podría ser un Hemicordado (faringotremia, centro nervioso dorsal) o inclusive un Equinodermo del grupo de los Carpoideos. En favor de esta última suposición no existen datos, pero Marcus cree que tal deducción no sería sorpresiva si las futuras investigaciones la sostuvieran. La admisión de la antigua idea acerca de la descendencia de los Cordados a partir de los Anélidos ha encontrado serias contradicciones y se rechaza actualmente.

Los Urocordados (Tunicados) tienen que descender de un antecesor común con los otros Cordados, en cuanto presentan la notocorda y el mismo modo de formación del sistema nervioso, incluso el establecimiento de la comunicación entre el tubo neural y el intestino mediante el blastoporo. La ausencia de celoma (excepto el pericardio), en los Urocordados, se debe a la reducción. Igualmente la falta de metamerismo en sus músculos y nervios debe considerarse como secundaria. El desarrollo del intestino (la formación del recto y el ano en la parte anterior del cuerpo) sugiere la hipótesis de que el antecesor de los Urocordados fué una forma sedentaria o semisedentaria. Los Urocordados divergen como una rama lateral de la línea evolutiva principal que lleva desde los antecesores afines a los Hemicordados (Enteropneustos) o Equinodermos (Carpoideos) hasta los Acranios. Este proceso se realizó en el momento en que los caracteres fundamentales de los Cordados ya se habían desarrollado, mientras que la potencia de brotación, típica de los Hemicordados, todavía se conservaba. Los Urocordados presentan una evolución regresiva. El hecho de que las gonadas de los Hemi y los Urocordados desembocan o al exterior, o hacia la cavidad peribranchial, Marcus lo interpreta como carácter secundario, pues los Celomados más primitivos debían tener los celomductos urogenitales. Al respecto, los Vertebrados conservaron caracteres más primitivos que todos los restantes Deuterostomios.

Con respecto a los precursores de los Cordados, los Acranios se hallan más cerca que los Urocordados. Presentan sólo pocos signos secundarios de simplificación. Así, su vesícula cerebral es reducida (probablemente en relación con la extensión de la notocorda) en comparación con el cerebro de los Tunicados; por ello debe admitirse que el antecesor común de los Cordados tenía un cerebro más diferenciado que el de los Acranios actuales. Otro signo de reducción se verifica en los órganos excretores: debe presumirse la pérdida de los pabellones en los metanefridios abiertos que fueron típicos de los Bilaterios primitivos, por lo que los órganos excretores de los Acranios asumieron los rasgos de los protonefridios. En general, los protonefridios con los solenocitos podían evolucionar en grupos bastante separados de animales. La distancia entre los Acranios y los Craniados es menor que entre cada uno de estos grupos y los Urocordados. En el agnato silúrico *Jamoytius* (Drach, 1948) persisten varios rasgos de Acranios.

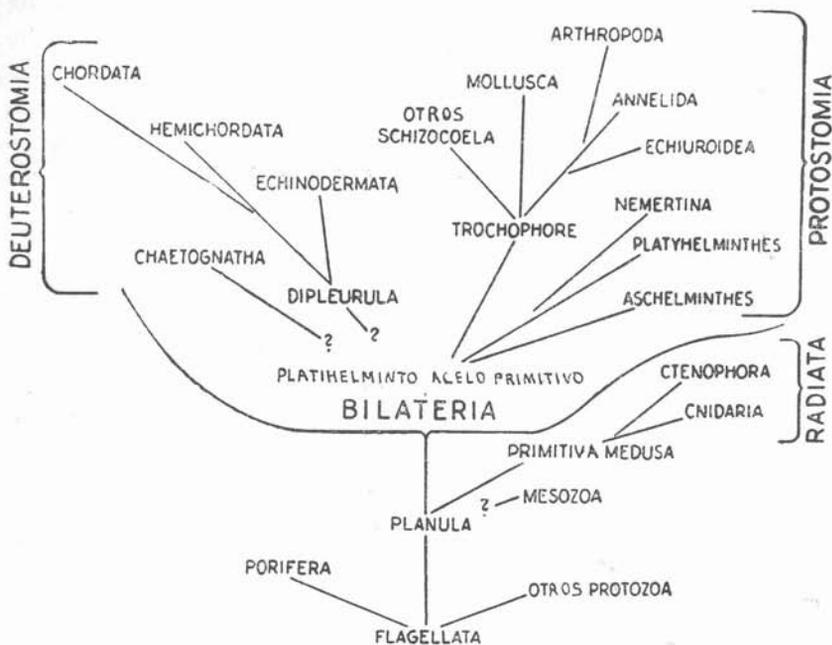
Como ya dijimos, el esquema filogenético de Marcus difiere en sus aspectos esenciales del que, hace algunos años, ha propuesto Hyman (1940)<sup>1</sup>, después de una minuciosa revisión del sistema de los Invertebrados. Vamos a destacar estos puntos contradictorios (ver los esquemas):



Esquema filogenético de Marcus (1958)

<sup>1</sup> HYMAN, L. H. (1940), *The Invertebrates. I. Protozoa through Ctenophora. II. Platyhelminthes and Rhynchocoela, The acoelomate Bilateria* (1951). New York-Toronto-London (Mc Graw-Hill).

1. Ante todo, la discordancia se refiere a la hipótesis relativa a la forma primitiva diploblástica de los Metazoos. Siguiendo a Lankester (1873-1877) y Metschnikoff (1882-1877), Hyman admite que ella corresponde a la plánula o parenquímula, es decir, que no es hueca, sino que representa una estereogástrula. Cree que la teoría de Haeckel acerca de la gastraea (arquigástrula), surgida por embolia, no es sino aquella "simplificación que es demasiado bella



Esquema filogenético de Hyman (1940)

para que sea real" (p. 250), y argumenta sus afirmaciones por el hecho de que en muchos Celentéreos el endoderma no surge por invaginación, sino más a menudo por la inmigración. Marcus, al contrario, vuelve a la clásica teoría de Haeckel de que el metazoo primario fué una gastraea o arquigástrula, surgida por el proceso de invaginación o embolia, a partir de una celoblástula. Todos los Radiados, incluso los Poríferos, se deducen de esta forma ancestral (en Hyman, los Poríferos —organismos de nivel celular de construcción— se relacionan, en cambio, con los Flagelados directamente).

2. El segundo punto de discordancia fundamental se refiere al

modo de formación del mesoderma y el celoma. Mientras que Hyman toma como primarios el mesoderma mesenquimal y el celoma surgido, dentro de la masa mesenquimatosa, por la separación de las células (esquizocelia), Marcus se inclina, como ya subrayamos, a considerar nuevamente el proceso enterocélico de la formación del mesoderma y el celoma como el más primitivo, concordando con el concepto de Sedgwick. Para Hyman, el celoma es, por lo tanto, una formación nueva, relacionada con la aparición tardía del mesoblasto, a partir del mesenquima. Para Marcus, en cambio, es una parte aislada, separada, del gastrocele (enterocele), equivalente a las bolsas gástricas de los Antozoos, los Escifozoos y los Ctenóforos, cuyas paredes se transformaron desde un principio en el mesoblasto. De acuerdo a ello, los Bilaterios de Hyman no se identifican con los Celomados; presentan ramas laterales protostomias que constituyen las agrupaciones de Acelomados y Pseudocelomados. Ellos surgen a partir de un primitivo verme chato acelo (desprovisto de celoma y presentando sólo el mesenquima dentro de su blastócele), que desciende de la aludida planula y del cual se originan también la primitiva trocófora y la dipleurula, los antecesores de las dos ramas de los Celomados (Eucelomados): los Esquizocelomados y los Enterocelomados.

Marcus, en cambio, niega la importancia filética y la naturaleza primitiva de los Plathelminths acelos y hace derivar los Bilaterios de las larvas de los Antozoos o de los Ctenóforos. Los sinonimiza en general con los animales celomados (en este sentido coincide con Claus, Grobben y Kühn, 1932). Los primitivos Bilaterios o Celomados (Protoceleomados) fueron, pues, enterocelomados y poseían el ano (surgido por la división de las primitivas faringe y boca).

De esta suerte el ano no representaría una formación nueva que aparece en los Bilaterios, en el curso de su evolución (desde los Nemertinos), sino que, al contrario, su falta en los Plathelminths se debería a un proceso regresivo de atrofia.

3. En el cuadro de Hyman, a partir del Acelo primitivo surgen tanto los Protostomios como los Deuterostomios. Los primeros constituyen tres troncos: *a*) los Plathelminths, con una rama lateral, los Nemertinos; *b*) los Asquelmintos; y *c*) la línea filética que empieza con la trocófora ancestral y se divide en la rama de distintos Esquizocelomados (incluso los Tentaculados), la rama de Moluscos

y la rama que representa el tronco común de los Equiuroideos, los Anélidos y los Artrópodos.

Marcus, en cambio, ubica a todos los Protostomios (en los cuales incluye, en calidad de formas reducidas, degeneradas, a los Nemertinos, los Platielminetos y los Asquelminetos) a lo largo de una sola línea evolutiva que sale de los Protocelomados enterocélicos y empieza con los Tentaculados, a título de las formas arquicelomadas. Los Espiralios (animales con un tipo espiral de segmentación de los óvulos) constituyen su prolongación, que después de dar varias ramas laterales (Sipunculoideos, Nemertinos, Platielminetos, Asquelminetos, Moluscos), culmina con el grupo de Articulados (Anélidos y Artrópodos).

4. En el cuadro de Hyman los Deuterostomios se originan probablemente, asimismo, a partir del Acelo primitivo. La rama de Quetognatos termina ciegamente, mientras que el otro tronco, que empieza con la dipleurula, se ramifica en los Equinodermos y los Hemicordados, de cuya raíz nacen también los Cordados.

En el cuadro de Marcus, a partir del supuesto antecesor protocelomado y paralelamente a los Tentaculados, nacen, a título de otra categoría de animales arquicelomados, una rama ciega de los Quetognatos y el tronco de los Hemicordados, con el cual se relacionan los Equinodermos (con su antecesor —dipleurula—) y los Cordados.

El cuadro de Marcus destaca, en muchos grupos, una evolución regresiva, retrógrada, lo que podría tomarse acaso como ilustración de una tendencia conservadora, de repetición, que es posible admitir como uno de los factores actuantes en el proceso de evolución.

Ambos cuadros filogenéticos —el de Marcus y el de Hyman—, puestos en sus tesis fundamentales, tienen serios argumentos tanto en su favor como en su contra. Obligatoriamente ambos deben basarse sobre las hipótesis o, como podría decirse, las “creencias zoológicas”, que dependen no solamente de las inclinaciones individuales, sino en gran parte del espíritu de las escuelas formadoras de cada uno de los científicos. Faltan los datos directos que desviarían, en la actualidad, el acento hacia una u otra de las opiniones expuestas. Sólo las futuras exploraciones pueden aclarar el problema. En este sentido debe resultar de gran importancia la Embriología, pero también de los estudios paleontológicos y de los de la Anatomía Comparada tenemos que esperar una gran ayuda.

## Cien años de teoría de la selección Natural

POR J. PABLO BOZZINI \*

---

ABSTRACT.—The author discusses briefly the changes of opinion on the theory of Natural Selection. The article deals with Wallace's and Darwin's contribution, and with the post darwinian fluctuation of biologist's thought on the subject.

According to Stebbien's and Dodson's criterion this post-darwinian period is divided into three epochs: The Romantic period (1860-1903), The Reaction or Agnostic period (1903-1935) and The Modern Synthesis period from 1935 to the present days.

He explains the general basis of neo-darwinism as postulated by R. A. Fisher and S. Wright and he refers to Ricahrd Goldschmidt's point of view on evolution.

Una centuria ha transcurrido desde el 1º de julio de 1858. En esta fecha fué presentada ante la Sociedad Linneana Londinense la memoria original de Alfred Russel Wallace, en la que se explica el proceso de la evolución de los seres vivientes, merced a la acción de factores ambientales comunes, presentes en todos los habitats poblados por formas vivas, a los que colectivamente se denominara *selección natural*.

Cien años han pasado y en el devenir del tiempo, los biólogos han visto afirmarse de más en más la veracidad de la tesis propuesta. Sin embargo la reacción de los científicos que estudian "la vida" no fué igualmente favorable a la misma en toda época. Una sucinta y rápida revisión de las transformaciones más sobresalientes de los pensamientos sobre la selección natural durante los últimos cien años, cuadra como recuerdo y reconocimiento a quienes forjaron el cuerpo de doctrina que hoy poseemos.

\* Licenciado en Ciencias Biológicas, becado en el Instituto Tecnológico de California.

Charles Darwin (1809-1892) realizó su viaje de circunnavegación a bordo de "H. M. S. Beagle" en el lustro comprendido entre 1831 y 1836. Si bien la mayor parte de las observaciones que fundamentaran su *Origin of the Species* pertenecen a dicho viaje, en los veintidós años subsiguientes a su regreso a Gran Bretaña sólo publica sobre ellos, en 1839, su *Naturalist's Voyage around the World*. Sus otras tres obras aparecidas en ese período, *The Structure and Distribution of Coral Reefs*, 1842; *Geological Observation in Volcanic Islands*, 1844, y *Geological Observations in South America*, 1846, se refieren a tópicos especiales y no mencionan nada que permita vislumbrar la hipótesis que su cerebro estaba elucubrando. Ya por esos años, por carta o en conversaciones personales, hacía referencias a menudo a lo que luego recibiría el nombre de selección natural. Así lo testimonian, el botánico inglés Robert Hooker y el zoólogo Thomas Huxley en distintas publicaciones; así también sus cartas, compiladas por su hijo Francis en los tres tomos de *Life and Letters of Charles Darwin*, especialmente las que intercambiara con el botánico americano Asa Gray.

Lo cierto es que, a decir del mismo Darwin, los otros trabajos de este período no tenían envergadura tal como para absorberlo íntegramente, y su labor principal se limitaba al acopio de datos para la que debía ser su obra fundamental, una que escogiese las pruebas más significativas para comprobar las ideas que estaba incubando. De poco valieron las insistentes sugerencias de Huxley, Hooker y del geólogo Lyell sobre la conveniencia de una comunicación previa. Sus afanes por acopiar la mayor cantidad de datos continuaba, y en cierto modo se vieron reducidos cuando entre 1847 a 1854, Darwin dedicó gran parte de sus esfuerzos a su monografía sobre los Cirripedios, cuya publicación comprendió tres volúmenes, dos de ellos publicados por la Ray Society y el restante por la Paleontological Society. Aquéllos se refieren a las especies vivientes, éste a las fósiles.

Lo cierto es que Alfred Russel Wallace (1823-1913), que había pasado tres años en el Brasil con el entomólogo William Bates, que dieron como resultado su *Travels on the Amazonas and Rio Negro* (1853) se encontraba estudiando la fauna del archipiélago malayo. En la isla de Ternate, durante febrero de 1858, sufrió una enfermedad en cuya convalecencia leyó el libro de Malthus *Essays in populations*, que, a igual que en Darwin, influyó sobremanera

en la puntualización de las ideas que germinaban en su mente. El influjo sobre Wallace fué de tal magnitud que, concluída su lectura, en un día y medio escribió la comunicación que posteriormente habría de ser presentada a la Sociedad Linneana, y la envió directamente a Darwin, pidiéndole su opinión acerca de los enunciados allí formulados.

La primera reacción de Darwin al ver admirablemente resumidas las ideas que había guardado como tesoro preciado durante tanto tiempo, fué la de dejar todo el honor acreditado en favor de Wallace, pero la enérgica intervención de Hooker y Lyell impidieron que ello ocurriera y tomaron sobre sí la responsabilidad de enviar a la Sociedad Linneana la comunicación de Wallace, conjuntamente con una carta de Darwin enviada a Asa Gray en setiembre de 1857 donde también se resumían sus puntos de vista sobre la evolución. Esta comunicación fué presentada en la reunión del 1º de julio de 1858 bajo el título de *On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely from the Original Type*.

Esta comunicación contiene la esencia de la teoría de la selección natural formulada por Darwin y Wallace y da una explicación racional de las causales de la transformación de plantas y animales. La claridad con que en él están expuestas las cuatro proposiciones que Darwin y Wallace conocían como ciertas, y las tres deducciones de ellas emanadas que hoy sabemos verdaderas es tal, que es interesante transcribirlas:

1. Los seres vivos producen un número mucho mayor de células reproductoras de las que posteriormente dan origen a individuos sexualmente maduros.
2. El número de individuos de una determinada especie, salvo fluctuaciones mínimas, se mantiene esencialmente constante.
3. Luego debe existir un alto índice de mortalidad.
4. Los individuos de una determinada especie no son todos iguales, sino que muestran variaciones en todos sus caracteres.
5. Por lo tanto algunas variaciones tendrán más éxito y otras menos en la competición por la supervivencia, y los padres de la siguiente generación, *han de ser naturalmente seleccionados*, entre los miembros de las especies que mues-

tran variaciones en dirección a una adaptación más efectiva a las condiciones del ambiente.

6. La similitud hereditaria entre padres e hijos es un hecho.
7. Por consiguiente las futuras generaciones, *por cambios graduales*, mantendrán o mejorarán el grado de adaptación alcanzado por sus progenitores.

Sucintamente enunciada en estos siete puntos la teoría de la selección natural, fué posteriormente ampliada por los dos hombres que le dieron forma. Urgido por Huxley y Hooker, Darwin se vió apresurado a recolectar los datos confirmatorios que tenía de la teoría enunciada, cosa que hizo en menos de un año. La idea de Darwin de escribir una obra fundamental, obra de carácter enciclopédico sobre el tema, queda bien expresada por el título con que él envió el manuscrito a la imprenta: *An Abstract of an Essay on the Origin of the Species*, del cual el editor inteligentemente destiló el título que hoy todos conocemos *The Origin of the Species by means of Natural Selection*. Su primera edición, diciembre de 1859, fué vendida en un sólo día (1.500 ejemplares), lo que pone de manifiesto el revuelo que la misma había causado. De las varias obras publicadas posteriormente al *Origin* son importantes para la sustentación de la teoría: *Variations of Plants and Animals under Domestication*, 1868, en cuyo prólogo Darwin indica que dicha obra fué escrita con el objeto de aportar pruebas a la teoría de la selección natural en este sentido, pruebas que no figuraban en el *Origin*. En esta obra emite su teoría hereditaria de la pangénesis, y llega a aceptar en ciertos casos la herencia de los caracteres adquiridos.

En 1871 publica *The Descent of Man*, nuevo aporte a un capítulo ausente en el *Origin*, obra que causó la admiración de la época y que fuera precedida en cierto modo por una similar, si bien de carácter más polemica, de Thomas Huxley: *Man's place in nature* (1863). *Different Forms of Flower's in Plants of the Same Species* (1877) y *The Effect of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom* (1875) pueden citarse como otras de las obras de Darwin que aportan datos conexos a la teoría de la selección natural.

Alfred Russel Wallace publica en 1859 *The Malay Archipelago* donde describe varios de los ejemplos de la fauna en que apoyó

sus razonamientos. Pero las dos obras de más peso en lo que a contribución a la teoría de la evolución se refiere, son *Geographical Distribution of Animals* de 1876 y *Island Life*, 1880. En la primera el autor se propone "al igual que Darwin con su *Animales y Plantas bajo Domesticación* contribuir a completar los capítulos ausentes en el *Origen de las Especies*; a fe cierta que lo consiguió, pues sus dos tomos son el punto de partida esencial de la moderna biogeografía. En *Vida Insular* se refiere al papel preponderante que en la estructuración del pensamiento evolucionista basado en la selección natural, jugaron los pobladores de las islas, tanto en él como en Darwin. Evidentemente en esos sectores aislados de las grandes masas continentales, les fué más fácil notar la eharmonía de formas vegetales y animales con sus ambientes, y las grandes variaciones en los hábitos de animales y plantas aún para especies de un mismo género que pueblan islas cercanas. Es dable hacer notar el oportunismo histórico de las visitas de Wallace y Darwin a sectores insulares. En efecto la conquista y colonización por europeos de regiones insulares como las Galápagos o el archipiélago Malayo no había tomado auge aún, y fauna y flora todavía se encontraban allí intactas, con muchos de los hay raros ejemplos citados por ambos hombres, y que con la introducción de animales domésticos y malezas, es decir, aquellas especies que conviven con el hombre, desalojaron, redujeron a pequeño número y hasta extinguieron muchos de los ejemplos que aportó la vida insular a la teoría de la evolución basada en la selección natural.

Wallace fué también gran divulgador de las ideas evolucionistas y escribió a tal efecto en 1870 *Contributions to the Theory of Natural Selection* y en 1889 *Darwinism*, donde se da por primera vez la asociación del nombre de uno de los co-descubridores con la teoría misma. La envergadura y capacidad de Wallace como científico está incontrastablemente probada en su último libro escrito en 1910, tres años antes de su muerte, *The World of Life*, obra de recapitulación biológica y filosófica, en la que figuran entre otros adelantos recientes en biología, descripciones de divisiones celulares, procesos reduccionales y de anfimixis que acababan de descubrirse en esa época. Wallace falleció el 7 de noviembre de 1913 a la edad de 90 años.

Enunciada la teoría de la selección natural como explicación de la evolución biológica, posiblemente la única que involucra una

síntesis de valor universal para la biología, ¿cuál fué la posición que adoptaron los biólogos en los cien años subsiguientes?

De acuerdo con Stebbins y Dodson, tres períodos pueden demarcarse. En ellos una corriente mayor canalizó las ideas de los hombres de ciencia al respecto; mas una exacta delimitación en el tiempo de los mismos es prácticamente imposible. Cada uno de ellos puede ejemplificarse mediante algunas figuras descollantes cuya personalidad y forma de pensar en lo que a evolución se refiere vamos a describir rápidamente.

Los tres períodos serían: el período romántico desde 1860 hasta 1903, el período agnóstico o de reacción, de 1903 hasta 1935, y el período de la síntesis moderna, desde 1935 hasta la actualidad.

Publicados los trabajos originales que se refieren a la evolución, varios son los biólogos que se inclinan netamente hacia ella, tanto en Europa como en América. En Gran Bretaña, patria de los coautores de la misma, cabe citar a Thomas H. Huxley, Herbert Spencer y George J. Romanes. Como podrá verse, no se trata de figuras secundarias deslumbradas por la luz de un refulgente astro, sino de científicos cuyas contribuciones en los campos en que cada uno profundizó fueron y son de valor indudable. Y sin embargo sus trabajos sobre evolución guardan todos entre sí una similitud al igual que con los demás del período, y fué la de asignar valor selectivo a la menor diferencia y correlación evolutiva, a la menor similitud que encontrasen. Huxley, eminente zoólogo, ha de sostener con Gegenbaur la hipótesis de que el cráneo puede derivarse de las vértebras anteriores; Romanes comenzó su carrera como neurólogo y en esta especialidad realizó los primeros y fundamentales estudios de neurología en invertebrados, mas posteriormente se volcó íntegro a la causa evolucionista. Su libro *Darwin and after Darwin* fué uno de los más difundidos sobre el tema a fines del siglo pasado y sus ilustraciones sirvieron como base a infinidad de libros de embriología comparada y aún de zoología. Su obra publicada en 1873, *Mental evolution in Animals*, pone de manifiesto su especialización inicial como neurólogo.

Herbert Spencer fué un filósofo que no contribuyó con obras de carácter experimental a la teoría de la evolución, en sus escritos critica a Darwin su posición al negar valor directo para su teoría a la herencia de los caracteres adquiridos y se muestra partidario de ella. Su obra principal sobre el tema *Principles of Biology*, data

de 1864 y en la misma Spencer se permite fijar un "criterio" para distinguir entre altamente evolucionado y poco evolucionado, progresión y regresión evolutiva, diciendo que aquello que es más "complejo", sobreviva o no, es más evolucionado, y aquello más "sencillo" es poco evolucionado; y llama a los procesos que llevan a uno y otro extremo —complejidad y simpleza— progresión y regresión evolutiva respectivamente.

También América contribuyó con nombres cuyos trabajos encuadran con la característica de los del período romántico. En los Estados Unidos se distinguieron David Start Jordan y Asa Gray. El primero, uno de los ictiólogos de mayor jerarquía del siglo pasado fué ardoroso defensor del darwinismo. Su obra *Animal Life and Evolution* está dedicada a este propósito. Fué también autor de *The fishes of North and Central America*".

Asa Gray, quien al ocupar la cátedra de Botánica de la Universidad de Harvard formara de la nada el herbario más importante de Norteamérica, escribió varios libros tendientes a la difusión de la botánica en la enseñanza en los Estados Unidos y fué el coautor, con John Torrey, de la *Flora Sinóptica de los Estados Unidos*. Si bien la mayor parte de su vida la pasó en la Universidad de Harvard, publicaba con frecuencia en las revistas más caracterizadas de la época. Su abundante correspondencia con Charles Darwin lo convirtió en uno de los más entusiastas divulgadores de la teoría de la selección natural en el Nuevo Mundo.

Podemos citar en nuestro país a Florentino Ameghino, de quien, a más de otras obras en las que campea su espíritu evolucionista, vale citar *Filolegia* y *Un recuerdo a la memoria de Charles Darwin: el transformismo considerado como ciencia exacta*, pues en ellas el análisis de muchos datos se hace con el entusiasmo y aceptación poco crítica en apoyo del darwinismo, característico del período romántico.

Alemania fué el país de Europa continental que más se caracterizó por la presencia de ardientes investigadores que tomaron partido por el evolucionismo basado en la selección natural. Entre ellos se destacaron Carl Gegenbaur, quien se dedicó a la anatomía comparada, llevando a cabo estudios exhaustivos sobre la filogenia de los vertebrados y, utilizando los datos así obtenidos como apoyo a la teoría de Darwin. Su influencia en la Anatomía fué de tal magnitud, que la mayoría de las cátedras de esta materia de las uni-

versidades europeas, durante el período romántico, estuvieron ocupadas por sus discípulos.

Ernst Haeckel realizó muchos menos trabajos experimentales que Gegenbaur, pero sus estudios sobre embriología comparada permitieron a Von Baer emitir su teoría de la recapitulación embriogénica de la filogenia. En las postrimerías de su vida fué gran polemista y divulgador de las teorías evolucionistas. La recopilación de varias de sus conferencias de divulgación, reunidas bajo el título de *Historia Natural de la Creación*, conoció varias ediciones y traducciones a distintas lenguas.

En este período, y sirva de ejemplo para notar cuán artificial es la división, se deben citar a Francis Galton y Carl Pearson, quienes en realidad sentaron las bases del análisis estadístico y de la biometría, las que sustentan y juegan un papel preponderante en los avances y confirmaciones obtenidas durante el tercer período, el de la síntesis moderna.

El pasaje de este período al agnóstico no está caracterizado por un evento sobresaliente, sino que varios factores contribuyeron a establecer una atmósfera en la que reinaba la reacción hacia la teoría de la selección natural como explicación del proceso evolutivo. Uno de los factores fué la falta de crítica con que se buscaron pruebas que apoyaran la teoría, dando poca importancia a aquellas que parecían pesar en su contra. Por otro lado, muchos identificaron al proceso evolutivo en sí con la teoría que lo explicaba, la selección natural. Y, en verdad, si una razón desea buscarse como causante del entusiasmo con que la mayor parte de los biólogos se adhirieron a la evolución durante el período anterior, tal vez esta sea la simplicidad de la teoría propuesta en lo que respecta a los agentes efectores de la misma. Ciertamente es que la teoría no hace referencia más que a factores ambientales como últimos modeladores de las diversas estructuras de los seres vivos, y no a necesidades intrínsecas de los individuos mismos, como postulaban otras teorías que buscaban una causa a la evolución. Y, al aparecer una teoría simple, de carácter universal como lo es la de la selección natural, la mayor parte de los hombres de ciencia comenzaron a recoger y describir datos, ya actuales, ya paleontológicos, que demostraban la existencia de una sucesión gradual de formas. Pero muchos no distinguieron entre estos hechos que evidenciaban *evolución* con la teoría de la *selección natural* que pretendía ex-

plicarlos. Por ello se aportaron varias pruebas de evolución como si fueran confirmatorias de la acción de la selección natural sobre modificaciones graduales insensibles de los seres, muchas veces sin hacer hincapié en la falta de conocimiento de la manera como esas pequeñas modificaciones pudieron originarse y transmitirse de padres a hijos sin perderse.

De ahí que, a poco de ser redescubiertas las leyes de Mendel, y de comenzar a conocerse la forma "discontinua" en que se efectuaba la transmisión de los distintos caracteres, no se encontrara allí asidero a la variación gradual y continua que postulaban Darwin y Wallace, y sobre la cual debía actuar la selección natural.

Uno de los codescubridores de las leyes de Mendel, Hugo de Vries, encuentra al poco tiempo cambios bruscos en *Oenothera lamarckiana*, que se comportan como los "determinantes" mendelianos y que modifican en tal magnitud la estructura de la planta que intenta denominarla con un nuevo epíteto específico, *O. gigas*. Si bien propuso el nombre de mutación para estos cambios bruscos, su estudio posterior mostró que no eran verdaderas mutaciones puntuales, sino modificaciones en el aparato cromosómico. Tal vez uno de los motivos que más contribuyeron al alejamiento de los biólogos de la corriente evolucionista en que estaban encauzados en el período romántico, fueron los trabajos que realizó Wilhelm Johannsen en Dinamarca, que condujeron a enunciar el concepto de "línea pura". Johannsen observó que las variaciones extremas en el peso de los porotos de una generación no daban origen a líneas que difiriesen significativamente en el peso medio en la siguiente generación, y estos valores medios eran del mismo orden que los de la generación madre. El desarrollo de la teoría del gen, la permanencia de éste como una unidad poco variable, su brusca mutación a formas nuevas, la mayor parte de las cuales resultaban deletéreas en los ambientes naturales que habitaban las especies estudiadas, trajo aparejados formidables obstáculos para que los biólogos de la época aceptasen la teoría de la selección natural tal como la propusieran Wallace y Darwin, con el énfasis con que lo habían hecho sus antecesores.

Una idea cabal del estado de la época puede captarse en ciertos pasajes del discurso con que el invitado especial Williams Bateson abriera la reunión anual de la American Association for the Advancement of Sciences, en 1921: "Puedo parecer fuera de época rogan-

do que dediquen una hora al antiguo t6pico de la evoluci6n... Las discusiones sobre evoluci6n llegaron a un fin, primordialmente porque era obvio que no se realizaban progresos... Cuando estudiosos de otras ciencias nos preguntan cu6l es nuestra creencia acerca del origen de las especies, no tenemos una respuesta clara para dar. La fe ha dado paso al agnosticismo... Tenemos absoluta certeza de que nuevas formas de vida, nuevos 6rdenes y nuevas especies han aparecido sobre la tierra. Esto queda probado por las colecciones paleontol6gicas. Nuestra fe ha dado paso al agnosticismo, por razones que en una ocasi6n como 6sta vale la pena considerar”.

Lo cierto es que ante la disertaci6n de Bateson, el 6nico que contest6, realizando una severa cr6tica del escepticismo en el proceso evolutivo, fu6 Henry F. Osborn, famoso paleont6logo y zool6go americano, quien en realidad hab6a llegado a la c6spide de su carrera cient6fica en el per6odo rom6ntico. El volumen de “Science” de 1922 contiene una serie de cartas acerca de la pol6mica entablada por los dos hombres de ciencia, pol6mica a la que incluso hicieron eco peri6dicos americanos e ingleses. Lo interesante es que no cuestionaban la teor6a de la selecci6n natural, sino el proceso evolutivo en s6.

Esta necesidad de encontrar una teor6a concordante con los hechos para explicar la evoluci6n y el transformismo tal como aparec6an en los datos paleontol6gicos ha sido una de las caracter6sticas m6s sobresalientes de las fluctuaciones en el ardor con que los cient6ficos abrazaron la causa.

Mas si estas interpretaciones surgidas de la gen6tica, con su primera suposici6n en favor de la variaci6n discontinua, tuvieron eco entre los bi6logos, fu6 porque el concepto de gen como unidad m6s o menos estable y base f6sica de tal variaci6n discontinua, surg6a claro de los primeros estudios experimentales exitosos en el problema de la herencia. Pero pronto se vi6 que la variaci6n discontinua, que la existencia del gen parec6a exigir, no era la m6s frecuente en la naturaleza. Y la demostraci6n de que el m6todo mendeliano no era la 6nica manera de analizar la variabilidad heredable de una poblaci6n, vino de los bi6logos que en los primeros d6as del establecimiento de la teor6a del gen polemizaron respecto a la cuesti6n variaci6n discontinua vs. variaci6n continua: los estad6grafos y biometristas.

Como en toda división histórica, no puede fijarse un único hecho como el causante de una modificación en el status reinante; tampoco podríamos decir que tal o cual obra o experimento reencaminaron a los biólogos hacia su reencuentro con la selección natural como hipótesis para explicar el proceso evolutivo. Pero se debe mencionar el formidable libro de Ronald A. Fisher, "The Genetical Theory of Natural Selection", 1930, como obra fundamental que jalona el reencuentro, ya que en ella Fisher realiza un exhaustivo estudio de las dificultades planteadas por Darwin al formular su teoría con respecto al problema hereditario; puntualiza claramente la confusión en que habían caído varios biólogos al confundir evolución con selección natural, y analiza cuidadosamente la base formal, lógica y experimental necesaria para distinguir claramente entre variación heredable, continua y discontinua. Estimo que cuatro biólogos ingleses han jugado un rol preponderante en la demostración de que los datos obtenidos por la genética eran en realidad una base para la teoría de la selección natural. Son ellos el mismo Ronald A. Fisher, J. B. S. Haldane, K. Mather y E. B. Ford. Los tres primeros, juntamente con Sewald Wright, sentaron las bases del neodarwinismo, dándole una sólida estructura estadístico matemática.

Ford, en cuidadosos experimentos, demostró que la noción de dominancia y recesividad de un gen, clave de la variación discontinua, depende para uno y un mismo par alelomorfo, de todo el complejo génico del que está acompañado, desempeñándose ya como dominante, ya como recesivo, según varíe este complejo génico.

Fisher y Wright, separadamente, demostraron que cuando una determinada característica es favorable a los individuos de una población en cierto habitat, los factores ambientales modifican el complejo génico de la población por selección, de tal manera que la característica aparezca aún cuando es heredada de un único progenitor, esto es, se hace dominante, pudiendo pasar por estados intermedios, como los dados por un "gen modificador". De esta manera los factores ambientales colectivamente denominados selección natural, pueden actuar sobre poblaciones que en conjunto muestran variaciones continuas en todo sentido, variabilidad cuya expresión es restringida por la selección, la que encauza a la población hacia los caracteres efarmónicos con el ambiente.

Si estos trabajos encauzaron los estudios sobre evolución hacia

un período de moderna síntesis donde todas las ramas de la biología colaboran en la elaboración de un cuerpo de doctrina de más en más pulido, no pueden dejar de citarse trabajos como los de E. B. Babcock en el género *Crepis* y los de Cyril Darlington, que contribuyeron a dar a la filogenia basada en estudios de la estructura cromosómica, sólida base.

El aporte de zoólogos, botánicos y paleontólogos a esta síntesis evolutiva basada en la selección natural está bien representada en obras comprensivas como la de Dobzhansky, "Genetics and the Origin of Species"; la de Ernest Mayr, "Systematics and the Origin of the Species"; la de Stebbins, "Variation and Evolution in Plants", y las de Simpson, "Tempo and Mode in Evolution" y "The Major Features of Evolution".

Si el neodarwinismo ha sido en general aceptado y explica con claridad el juego que puede llevarse a cabo en una población bajo la influencia de los factores ambientales, la cuestión sobre la variación continua y discontinua ha sido puesta nuevamente sobre el tapete por Richard Goldschmith. Para este genetista deben distinguirse dos procesos, uno descrito por el neodarwinismo, que denomina microevolución, que originaría las categorías sistemáticas menores, y otra que dependería de variaciones discontinuas bruscas, denominadas "mutaciones sistémicas", que originarían las categorías sistemáticas mayores. Pero de este problema no nos ocuparemos, ya que está tratado en otro artículo de este número de "Holmbergia".

## BIBLIOGRAFIA

- AMEGHINO, F. 1882. *Un recuerdo a la memoria de Darwin. El transformismo considerado como ciencia exacta.*—Boletín del Instituto Geográfico Argentino. 111 : 213-248.
- AMEGHINO, F. 1884. *Filogenia: Principios de la clasificación transformista basado sobre leyes naturales y proporciones matemáticas.*
- BATESON, W. 1922. *Evolutionary Faith and modern doubts.*—Science, LV : 55-61.
- DARWIN, CH. 1958. *The origin of species by means of natural selection.*—Edición comentada por J. Huxley. New York.
- DARWIN, F. 1887. *The life and letters of Charles Darwin.*—Vol. II. London.
- DE BEER, G. 1958. *The Darwin-Wallace centenary.*—Endeavour XVII (66) : 61-76.
- DOBSON, E. O. 1952. *A text-book of evolution.*—Philadelphia.
- EISELEY, L. C. 1956. *Charles Darwin.*—Scientific American, LXLIV : 195-214.
- FISCHER, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection.*—Oxford.
- FORD, E. B. 1958. *Mendelism and evolution.*—London.
- WALLACE, A. R. 1859. *On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type.*—Linnean Society's Journal of Proceedings, III : 53-62.
- 1911. *The world of life.*—London.

## La evolución vista por un geneticista

Por RICHARD B. GOLDSCHMIDT

Universidad de California.

...but if we all worked on the assumption that what is accepted as true is really true, there would be little hope of advance.

Orville Wright (letter, June 7, 1903).

La evolución del mundo orgánico sobre nuestro planeta, desde la síntesis de las primeras moléculas complejas dotadas de la facultad de autoreproducción hasta el más avanzado tipo de vida, tuvo lugar, aproximadamente, en los últimos dos mil millones de años. Todos los datos aportados por la biología, geología, paleontología, bioquímica y radiología, no solamente concuerdan con este enunciado, sino que lo demuestran. La evolución del mundo animal y vegetal es un hecho que no necesita más pruebas para todos aquellos con capacidad para juzgar. Pero, pese a casi un siglo de trabajo y discusión, aún no hay unanimidad respecto a los detalles de las formas de la evolución. Esta afirmación no debe ser mal interpretada; todos los biólogos que conocen la información disponible están de acuerdo sobre los puntos principales, los grandes lineamientos de la explicación de la evolución.

Nadie duda de que las principales tesis de Darwin asentaron, de una vez por todas, que la evolución es el resultado de: 1º, la presencia de la variación hereditaria, que provee el material necesario para que los organismos se adecúen a todos los nichos ecológicos que se les ofrecen, y 2º, la acción de la selección, que coloca en situación desventajosa a los tipos que por no ajustarse adecuadamente a su ambiente, no están adaptados. Esto permite sobrevivir y multiplicarse rápidamente sólo a los mejor adaptados. La variación hereditaria (mutación) y la selección, que dan como resultado la adaptación a un ambiente específico, son aún hoy los pilares

de todo el pensamiento evolucionista. Las diferencias de opinión antes mencionadas se refieren solamente a detalles técnicos dentro de este esquema.

Todo punto de vista en desacuerdo con los conceptos básicos de Darwin se ha visto completamente desacreditado. La más notable de las doctrinas dejadas de lado es el Lamarckismo, que no tenía en un principio su significado actual, ya que se acostumbra a llamar Lamarckismo a una parte de las ideas de Lamarck, o sea la idea de la herencia de los efectos ambientales y del uso y desuso, generalmente conocida como "herencia de los caracteres adquiridos". El mismo Darwin aceptaba este punto de vista, que ha sido descartado con el incremento de los conocimientos sobre el proceso hereditario. Weismann dió el golpe de gracia al Lamarckismo, pero aún hoy es sostenido por algunos zoólogos y paleontólogos (la mayoría franceses), que se niegan a reconocer los resultados de la genética. Es también sabido que los biólogos de la U. R. S. S. se han visto llevados, por razones políticas, a sostener esta doctrina desacreditada, adoptando así posiciones que no conducen al progreso de la ciencia. Existen otras teorías evolucionistas que apenas merecen mencionarse en un trabajo científico, tales como el enfoque místico que esconde su insuficiente conocimiento de los hechos tras palabras vacías como "evolución creadora", "evolución emergente", "holismo" y "psicolamarckismo". Son la expresión de una actitud derrotista que apela a las fuerzas sobrenaturales cuando encuentra dificultades. Este enfoque encontrará siempre adherentes, especialmente fuera del campo de la biología. El biólogo debe menospreciar estas doctrinas que no le aportan ninguna ayuda constructiva.

#### CONTRIBUCIONES DE LA GENÉTICA AL ESTUDIO DE LA EVOLUCION

En lo que va del siglo se agregó al acervo del biólogo interesado en la evolución una nueva y poderosa herramienta: la Genética, que hoy día, con sólo cincuenta años de existencia, es uno de los más importantes campos de la investigación biológica. Es imposible revisar en pocas líneas toda la contribución de la genética al estudio de la evolución. El primer paso importante fué la elucidación

ción del significado de la variación. Tanto las ideas de Darwin como las modernas se basan en la existencia de la variación. Es decir, las pequeñas diferencias existentes entre los individuos que componen la población de una especie animal o vegetal son hereditarias y constituyen el material sobre el que trabaja la selección para producir la diferenciación. Las ideas de Darwin sobre variación eran bastante vagas y fueron los primeros geneticistas los que ordenaron este campo, revelando que el término "variación" tenía diversos significados. En primer lugar la variación causada por efectos directos del ambiente, tales como temperatura, humedad y condiciones químicas del medio. Esta variación, no hereditaria, tiene las características de la producida por el azar, ya que los caracteres que varían exhiben una fluctuación simétrica alrededor de una media. Así, un organismo cuyo tamaño medio sea 100, variará, bajo el impacto aleatorio de los factores ambientales, entre 80 y 120, es decir, con un promedio de 100, pero esta variación no es hereditaria. Los descendientes de un individuo de talla 80 ó 120 mostrarán de nuevo, indistintamente, la misma variación de 80 a 120. La selección de un determinado tamaño por propagación durante cualquier número de generaciones no eleva la media original, que permanece en 100 siempre que no cambien las condiciones externas. Este tipo de variación, también llamado "modificación", carece de interés para la evolución, dado que no es hereditaria, aunque a veces una variación no hereditaria puede ser muy diferente del promedio.

En determinados casos es imposible distinguir una variación no hereditaria o modificación de una variación hereditaria, que denominaremos mutación. Consideremos, por ejemplo, el caso del enanismo en el hombre. Un enano puede ser el resultado de una irregularidad ocasional de la constitución hormonal; ésta es una modificación no hereditaria. Otro enano puede ser el resultado de una mutación, y este enanismo es hereditario. El aspecto visible (fenotipo), puede ser igual, pero la constitución hereditaria (genotipo) es diferente. El interrogante de si se trata de una modificación o una mutación lo contestará la descendencia. Para la evolución sólo cuentan las mutaciones.

La segunda contribución importante de la genética al concepto básico de la variación fué el establecer firmemente la teoría de la mutación. Esta teoría enuncia el principio de que todas las dife-

rencias hereditarias se producen por etapas simples o mutaciones. Esto es, cambios en los cromosomas y sus subsegmentos, los genes. Tal cambio, de rara ocurrencia, produce de una vez el gene mutado y el organismo mutante. El gene mutado se reproduce ahora en su nueva forma; el organismo mutante se multiplica conservando su nuevo tipo y puede ser extraído y aislado como una forma constante original. Los mutantes, tanto si presentan cambios pequeños como grandes, constituyen el soporte material sobre el que actúa la evolución.

El tercero de los hechos básicos, referente a la variación, se deriva del descubrimiento efectuado por Mendel de que los mutantes individuales se comportan como unidades en el proceso hereditario, unidades que se segregan y recombinan después del cruzamiento, de acuerdo con las leyes del azar involucradas en la herencia Mendeliana. La conclusión necesaria de esto es que las unidades mendelianas o genes están localizadas en puntos definidos de uno u otro par de cromosomas homólogos y que la distribución de éstos en las divisiones meióticas es responsable de la segregación y recombinación mendelianas. A esto debe agregarse el hecho de que diferentes pares de genes o alelos, localizados en el mismo cromosoma, pueden también recombinarse o redistribuirse siguiendo el proceso de "crossing over".

De este modo el mendelismo definió claramente la variación hereditaria como el resultado de la mutación seguida por el entrecruzamiento de los mutantes con la forma original. Los diferentes mutantes se recombinarán, en todas las combinaciones posibles, en la segunda generación después del cruzamiento. La consecuencia de la producción de mutantes en una población será, por lo tanto, la formación de nuevas recombinaciones, lo que en forma descriptiva se manifiesta como variaciones de mayor o menor extensión dentro de la población.

Debemos agregar otro punto. Los pares de alelos mendelianos exhiben frecuentemente el fenómeno de dominancia. En el híbrido (heterocigota) sólo es visible el carácter dominante; el carácter recesivo no es visible, pero reaparece en la siguiente generación al volverse homocigótico por recombinación. De este modo la variación visible de una población comprende los mutantes homocigóticos recesivos y las recombinaciones de mutantes, además de la forma original homocigótica y los heterocigotas no diferenciables del tipo dominante puro.

De este modo describió claramente la genética el concepto básico de la variación, sobre el cual está edificado el darwinismo. Las modificaciones, o sea las variaciones causadas por la influencia del ambiente, no son hereditarias y no se las incluye en el panorama de la evolución. La mutación génica es la única forma (o casi la única, como se verá más adelante) que produce una variación hereditaria. Los mutantes cruzados con la forma original presentan un comportamiento mendeliano; se segregan y recombinan como unidades, de acuerdo a leyes conocidas. La variación genética de una población es, por lo tanto, el resultado de la mutación, el entrecruzamiento, la segregación y la recombinación. Esta última incluye también el "crossing over" y a todos estos fenómenos se superpone el de dominancia.

La selección, el segundo de los conceptos básicos para la comprensión de la evolución, adquirió un significado definido una vez elucidado el de la variación. La selección no es un factor, más o menos místico, que actúa con un determinado propósito, tal como lo hace un criador al seleccionar sus cepas. Es un término que describe un hecho: que en una población mixta (entendiendo por tal aquella en la que el libre cruzamiento de un conjunto de mutantes produjo las consecuencias antes descritas), no todas las combinaciones son igualmente aptas para competir y sobrevivir. El proceso mutacional tiende a reducir la vitalidad.

Las recombinaciones de los distintos mutantes pueden aumentar la vitalidad, reducirla o mantenerla. Algunas recombinaciones pueden estimular la fertilidad y otras reducirla; unas permiten al individuo sobrevivir en condiciones adversas (por ejemplo el calor o las heladas); otras le permiten vivir en ambientes hasta entonces inaccesibles, como por ejemplo soportar concentraciones salinas mayores de las habituales o vivir en suelos determinados. La consecuencia de esto es que las formas menos vitales y fértiles, así como aquellas no adaptadas al ambiente, disminuirán en número y finalmente desaparecerán como consecuencia de la selección negativa a que se encuentran sometidas. Por el contrario, las mejor adaptadas no sólo sobrevivirán, sino que se incrementarán numéricamente debido a una selección positiva. El proceso de selección negativa o positiva en una población mixta es una descripción real de los hechos. Podemos imaginar una población en perfecto estado de equilibrio en cuanto a vitalidad, fertilidad y adaptación

al ambiente; su condición se mantendrá entonces constante. Normalmente, sin embargo, los miembros de una población mixta diferirán en todos estos factores y por lo tanto la selección favorecerá a algunos y destruirá a otros.

Esta situación, estudiada originariamente por Darwin y relacionada actualmente con los hechos reales de la herencia y la variación, se presta al estudio estadístico. La segregación mendeliana sigue las consecuencias estadísticas simples de la distribución cromosómica en las divisiones meióticas. Por lo tanto si en una población mendeliana de cruzamiento libre surgen diferencias, puede calcularse, según una ley estadística simple, enunciada por Hardy y Weinberg,, el estado de equilibrio que se alcanzará si no existe selección. En esta ley deben introducirse las consecuencias de la mutación y la selección. Si la velocidad de mutación (presión de mutación) es más elevada para un locus, su frecuencia en la población aumentará. Por otra parte, si un locus mutante sufre una selección desventajosa (presión de selección negativa), su frecuencia decrecerá. Si la presión de mutación y la presión de selección negativa son iguales, el equilibrio de la población permanecerá inalterado. De este modo, en los casos más simples mediante operaciones estadísticas elementales y en los más complejos mediante la ayuda de un complicado tratamiento matemático, es posible determinar el comportamiento de una población mixta bajo diferentes condiciones de mutación o selección. La variación darwiniana se ha convertido en una ciencia exacta y fundamental: la genética de poblaciones, que nos provee de toda la información necesaria sobre poblaciones mixtas de la misma especie en todas las situaciones imaginables.

El tercero de los principios fundamentales de la teoría darwiniana es la suposición de que el gran problema de la adaptación puede explicarse mediante la acción combinada de la variación (lo que actualmente entendemos por mutación) y de la selección. Todos los organismos están adaptados, en general, a su ambiente. Además hay algunas adaptaciones altamente especializadas y efectivas para ciertas condiciones específicas cuyo origen es difícil explicar, por ejemplo los rasgos adaptativos de mamíferos acuáticos como la estructura y fisiología de las ballenas. Hallar una explicación natural a estos hechos fué un gran triunfo. Darwin veía en ellos una acumulación continua de variaciones favorables y su selección, ya

que debido a su mejor adaptación tenían una mayor posibilidad de supervivencia. Como ya se mencionó, Darwin no objetaba la suposición lamarekiana de que el ambiente producía variaciones hereditarias. La genética excluyó este punto de vista. Las mutaciones tienen lugar al azar sin ninguna relación con el ambiente. La adquisición de un valor adaptativo debe producirse, por lo tanto, en forma diferente a la postulada por Darwin. A esta forma se la llamó "preadaptación". Esto significa que entre las mutaciones producidas al azar y entre sus recombinaciones pueden encontrarse algunas que capacitan al organismo para ocupar un nicho ecológico diferente. Los organismos situados en las proximidades de estos nichos y con la posibilidad de migrar hacia ellos, lo harán en forma exitosa si se encuentran preadaptados. Nuevos mutantes adaptados pueden, además, mejorar el nivel original de preadaptación para un determinado nicho.

Por ejemplo, los habitantes de ambientes subterráneos con frecuencia son ciegos y poseen órganos táctiles muy desarrollados. Antes de la aparición de la genética se aceptaba que estos animales habían perdido la vista y desarrollado otros sentidos debido a la influencia de la oscuridad. En realidad el orden de los acontecimientos debe haber sido distinto: los animales de tendencias nocturnas o a vivir soterrados pueden perder fácilmente la vista porque no hay una selección negativa contra aquellos mutantes que tienen reducido el órgano de la visión. En cambio los mutantes que incrementaron su capacidad sensorial táctil estuvieron sometidos a una selección positiva y se expandieron entre la población. Estaban preadaptados para la vida subterránea, donde podían prosperar, tuvieran la capacidad de la visión reducida o no. Es, pues, evidente que en general las soluciones darwinianas al problema de la evolución han superado la prueba del tiempo, si bien los conocimientos de la genética condujeron a postulados más exactos, confirmados por la evidencia experimental.

Podemos ahora dedicarnos a considerar las contribuciones más específicas aportadas por la genética al problema de la evolución. La mayoría de las comprobaciones de la genética se refieren al comportamiento de los genes mendelianos y de sus mutaciones después del cruzamiento. Sin embargo, salvo pocas excepciones, el cruzamiento y la cría de generaciones híbridas posteriores sólo son posibles en los niveles taxonómicos más inferiores. Las especies,

cuando son entrecruzables, producen híbridos estériles, y por lo tanto, el estudio directo de la genética se ve limitado a un nivel inferior al de la especie, a las subespecies naturales o a categorías inferiores hasta llegar a los mutantes individuales. En este punto el geneticista se encuentra con el taxonomista, que trata de visualizar la evolución a partir del conjunto de los datos que le son accesibles. Ya Darwin llamó a las subespecies "especies incipientes", y este punto de vista es sostenido por la mayoría de los taxonomistas. El principal interés del evolucionista se dirige, por lo tanto, a las subespecies.

Es evidente que la gran mayoría de las especies que ocupan un área más o menos extensa presentan una subdivisión en subespecies, confinadas a ciertas zonas del área de distribución de la especie y a las cuales es posible diferenciar entre sí. Si un conjunto de estas subespecies se localiza en una región geográfica o ecológica determinada, se lo denomina "*rassenkreis*". Los caracteres propios de un "*rassenkreis*" son: cada subespecie ocupa un área definida; las subespecies de una misma especie son totalmente fértiles entre sí y, por lo tanto, en el punto de contacto entre dos subespecies puede formarse una población híbrida; las diferencias entre subespecies son hereditarias, se basan en diferencias mendelianas, pocas veces localizadas en un locus mutante, a menudo en alelos múltiples y muy frecuentemente en el tipo denominado de factores múltiples. Debemos agregar a esto el hecho de que con frecuencia puede demostrarse que algunas diferencias genéticas subespecíficas tienen valor adaptativo. Es decir, las diferencias visibles son ventajosas para el ambiente respectivo (por ejemplo, el pelaje grueso en climas fríos, el color claro en suelos arenosos), o más frecuentemente que el carácter visible es una expresión externa de una condición fisiológica de valor adaptativo. Son éstas las adaptaciones de tipo más elemental, que he denominado adaptaciones existenciales. Permiten al individuo vivir bajo las condiciones de temperatura, humedad, variaciones estacionales, vegetación y suelo propias de su habitat, las que difieren de una a otra área subespecífica. Es evidente que debemos concebir el origen de estas subespecies de acuerdo al estricto esquema darwiniano: pequeños pasos mutacionales dentro de la población conducen a una diversidad genética, que se mantiene o desplaza de acuerdo a las leyes de la genética de poblaciones. Alguna de estas combinaciones genéticas

puede estar preadaptada para otro conjunto de condiciones ecológicas, y si estas formas se difunden por migración, pueden ocupar adecuadamente una nueva región en la que forman otra subespecie.

El estudio de la genética de poblaciones ha añadido otra posibilidad a este esquema básico. En poblaciones pequeñas los mutantes aleatorios y las combinaciones pueden difundirse, desaparecer, variar numéricamente o estabilizarse sin ninguna interferencia selectiva; fenómeno conocido como deriva genética (*genetic drift*). Una diversificación genética puede así extenderse en una escala relativamente grande, fijando las formas capaces de ocupar un nicho adaptativo si se les presenta la oportunidad. El resultado es igual al anterior. Hay entonces acuerdo general respecto a que, en el nivel inferior al específico, el proceso evolutivo estrictamente darwiniano se produce mediante la acumulación de pequeñas etapas mutacionales y la difusión adaptativa de las combinaciones preadaptadas que ocupan nuevos nichos ecológicos.

#### MICROEVOLUCION Y MACROEVOLUCION

La mayoría de los geneticistas que se autodenominan "neodarwinistas" están convencidos de que los mismos procesos evolutivos que para geneticistas y taxonomistas operan en el nivel subespecífico, denominados microevolución, tienen lugar también en la macroevolución. Es decir, las especies, géneros, órdenes, clases y phyla se originan también por la lenta acumulación de pequeñas mutaciones, tanto por selección como por desplazamiento, y su selección final por la ocupación de nichos adaptativos. Este proceso se denomina "radiación adaptativa". Una consecuencia de este punto de vista es la suposición de que las subespecies son especies incipientes y que éstas derivan siempre de las primeras. Se presume que esto ocurre preferentemente al final de las series subespecíficas, en las que las subespecies se han diferenciado tanto de aquellas a las que se ligaban en su origen que ambos tipos ya no serían interfecundables en el caso de que se pusieran en contacto. Es un tanto desalentador constatar que existen pocos ejemplos, repetidamente citados, que demuestren un hecho que debería ser frecuente. Claro está que no se supone que en algún momento todas las subespecies se transformen en especies, aunque posean la potencialidad para hacerlo.

Este paso hacia las especies requiere, en primer lugar, el aislamiento sexual de manera que cese el entrecruzamiento, o, en terminología popular, el intercambio de genes. Dicho aislamiento puede tener lugar de muchas formas; por una verdadera separación física, debido a barreras tales como cadenas de montañas o extensiones de agua; por un aislamiento psicológico producido por los hábitos del cortejo y sus preferencias o estaciones; o bien por un aislamiento puramente genético, determinado por mutaciones o combinaciones de mutantes estériles, o por cambios en la estructura de los cromosomas que producen disturbios en el mecanismo meiótico del híbrido. Si definimos la especie como una población cuyos individuos se reproducen libremente entre sí, pero que no se cruzan con éxito con los de otra población, podremos encontrar numerosos tipos diferentes que deberían llamarse especies. Dos especies pueden ser exteriormente indistinguibles, no siendo, por lo tanto, distintas para el taxonomista, pero sí para el geneticista, ya que están aisladas genéticamente. También puede ser que dos especies sean exteriormente un poco diferentes, pero que tengan cromosomas similares, a pesar de su interesterilidad. Otras pueden diferenciarse menos externamente y tener, sin embargo, estructura cromosómica muy diferente. Algunas pueden resultar prácticamente estériles entre sí, aunque ocasionalmente produzcan descendencia fértil. Finalmente, las especies pueden reemplazarse geográficamente entre sí, formando los "artenkreis", excluyéndose el entrecruzamiento a causa de la distancia, sea éste posible o no. También especies diferentes, aunque estrechamente relacionadas entre sí, pueden vivir en la misma zona sin entrecruzarse. Esto puede significar, en términos neodarwinianos, que se ha originado en el lugar un mecanismo de aislación genética por mutación, seguido por posteriores mutaciones diversificadoras en ambos tipos; o que subespecies muy separadas se transformaron en especies debido a un desarrollo casual (a través de mutaciones) del mecanismo de aislación, trasladándose posteriormente a la zona donde vuelven a convivir. Ya se ha observado que gran parte de la diferencia subespecífica es debida a la adaptación existencial. Por lo tanto hay que presumir que las nuevas especies que retornan a la zona original, tienen que desarrollar de nuevo la debida adaptación existencial que las harán identificarse otra vez con la especie anterior, por lo menos en los rasgos adaptativos. No es frecuente que los neodarwinistas comenten estos problemas.

Sigamos describiendo este cuadro en términos neodarwinistas. Las nuevas especies formadas, tal como las subespecies, pueden haber acumulado mutaciones y combinaciones, o empezar a acumularlas, permitiendo la ocupación de nuevos nichos desocupados. Sin embargo en este caso no se pueden invocar las siempre necesarias adaptaciones existenciales sino más bien la adaptación especial que determina la mayor parte de las diferencias en las categorías superiores. Consideremos como ejemplo un ave que formó subespecies adaptadas a distintos climas; un caso de adaptación existencial. Por aislamiento, una subespecie se convierte después en especie, que puede a su vez, producir otras subespecies del tipo existencial. Pero algunas "variantes", subespecies o no, tiene que ser aptas para ocupar un nicho completamente nuevo. La especie original puede haber sido granívora, mientras que el nicho disponible lo es para una melívora. La radiación adaptativa produce este tipo que podría denominarse un nuevo género. Pero ¿cómo es posible que precisamente cuando se presenta la posibilidad de una selección positiva, surja un complicado cambio genético que tienda, por acumulación de pequeños pasos mutacionales, a la formación de un perfecto mecanismo para chupar miel en la estructura del pico y de la lengua? Si se trata de desmenuzar esta idea se llega en seguida a un punto en el cual es evidente la necesidad de algo más que los principios neodarwinistas, para explicar semejantes procesos macroevolutivos. Las dificultades ya encontradas en el nivel específico y genérico parecen insuperables en opinión del autor en el de familias, órdenes, clases y phyla.

A esta altura sería útil darse cuenta de la lógica situación a que conduce el neodarwinismo llevado al extremo. La observación del orden taxonómico de plantas y animales nos presenta un árbol genealógico. Es decir, un *phylum* se compone de un cierto número de clases, todas ellas con caracteres fundamentales pertenecientes a dicho *phylum*, pero además, distintas entre sí. El mismo principio se repite en el siguiente nivel taxonómico. Todos los géneros de una familia tienen en común los rasgos que caracterizan a la familia; ej.: todos los géneros de pingüinos son pingüinos. Pero entre ellos difieren de género a género. Y así, en forma descendente, hasta el nivel de las especies. ¿No significa esto que el tipo del *phylum* surgió primero, dividiéndose luego en los tipos de las clases, más tarde en los de órdenes, y así siguiendo hasta las categorías inferior-

res. Esta interpretación natural, simplista, de la jerarquía existente de las formas, concuerda con los datos históricos aportados por la paleontología. Se puede remontar la trayectoria de un *phylum* actual hasta remotas eras geológicas. Las clases son un poco más jóvenes y aún más los órdenes, mientras que las especies recientes aparecen solamente en las últimas épocas geológicas. Así tanto la lógica como los hechos históricos nos dicen que existieron primero las grandes categorías y que con el tiempo se dividieron, como un árbol genealógico, en categorías cada vez menores.

Pero los neodarwinistas sostienen lo contrario. Las subespecies se transforman en especies por la acumulación de pequeñas diferencias genéticas; una acumulación mayor de pequeñas diferencias en las especies las hace adquirir rango genérico; en los géneros se repite el proceso transformándose lentamente en familias, y así se continúa hasta originar un *phylum*.

Se nos presenta así el siguiente cuadro. Como un ejemplo consideremos el origen de las aves. En la evolución de los reptiles, por lenta acumulación de mutaciones, algunas subespecies llegaron a ser especies; de éstas derivó en la misma forma un género con caracteres encaminados en una dirección definida. Dentro de este género las subespecies de una especie se diversificaron nuevamente del mismo modo, hasta que el nuevo tipo pudo llamarse el representante de una nueva familia. Este nuevo tipo llegó a formar otras subespecies que se transformaron lentamente en distintas especies, y éstas a su vez en géneros, de los cuales por el mismo proceso se originó tal vez otra familia, que avanzó aún más en dirección de lo que llegaría a ser un ave. Este mismo proceso condujo finalmente a los órdenes, de uno de los cuales se derivó, de idéntica manera, un representante de una nueva clase: las aves. Después que este método, al que me gustaría llamar "del estofado", produjo la primera ave, la historia entera debería empezar nuevamente en la dirección opuesta. A pesar de que la primera ave había evolucionado, diferenciándose gracias a la acumulación de más y más mutaciones a lo largo de alguna línea de reptiles, esta nueva forma debería entonces haber comenzado a construir subespecies que se diversificaran en especies y así sucesivamente hasta que todos los órdenes, familias, géneros, etc., de aves, se hubieran diferenciado. Pero todas ellas permanecieron como aves, mientras que an-

teriormente el mismo proceso había determinado la formación de aves a partir de los reptiles. Estas son las conclusiones a las que conduce el esquema neodarwinista.

No es nada sorprendente que un cierto número de zoólogos, botánicos y paleontólogos dudaran de la efectividad de tal esquema. Seguramente las etapas evolutivas que conducen de un reptil a un ave deberían ser infinitamente más numerosas que aquellas que lo hacen de una clase de ave a otra. Pero ni en éste ni en ningún otro caso comparable de macroevolución se ha encontrado más de una indicación acerca de estas series.

Esta seria dificultad ha sido relacionada, según el criterio de algunos biólogos, con otra. Ya en la época de Darwin los críticos de la teoría según la cual la selección de pequeños mutantes explicaba el origen de adaptaciones, habían expresado sus dudas, preguntando si una adaptación complicada podía llevarse a cabo a través de tal proceso, dado que la selección no puede realizarse antes de que el cambio adaptativo haya llegado a un nivel de trabajo. La forma del ala, el tipo de vuelo y la correlativa estructura de los pulmones de un colibrí, junto con la lengua y el pico acondicionados para chupar miel, conforman una hermosa adaptación a un nicho ecológico definido. ¿Pero podría la selección favorecer a tal combinación antes de que esta última hubiera alcanzado un nivel de trabajo? Frecuentemente los neodarwinistas tratan de oscurecer esta dificultad aludiendo al principio de Wright que admite la acumulación y fijación de mutaciones sin selección en poblaciones pequeñas y aisladas. Es casi imposible suponer que este gran *deus ex machina* del neodarwinismo resulte efectivo hasta el nivel de familias, así como para adquirir las estructuras adaptativas más integrales y complicadas simplemente por combinaciones casuales de mutantes.

#### MACROMUTACION

Los biólogos y paleontólogos que comprendieron estas dificultades comenzaron a investigar en otra dirección. Las pequeñas etapas de mutación con las que generalmente se encuentra el genetista, influyen sobre los procesos secundarios de desarrollo, actuando principalmente en sus últimas etapas, cuando los caracteres im-

portantes del organismo han sido conformados. Como regla general, se puede presumir que las mutaciones que afectan procesos de desarrollo en una etapa primaria, muy probablemente influyen de una manera sobre la obra de vinculación y estrecha armonización de los rasgos individuales evolutivos, impidiendo así su desarrollo metódico. Pero es imaginable —y hay ejemplos de esto— que en casos excepcionales una mutación precoz no es letal, no afectando por lo tanto la continuación del desarrollo.

El caso anterior da como resultado una gran desviación con respecto a lo normal, pudiendo afectar en una sola etapa importantes rasgos del desarrollo y produciendo una forma más o menos divergente de toda la organización. De esta macromutación pueden resultar cambios fisiológicos y morfológicos fundamentales al nivel de las categorías superiores, desde las especies hasta los *phyla*. Así, basándose en hechos del desarrollo, morfología comparada, paleontología y los rasgos de las adaptaciones importantes, se llega a la conclusión de que las categorías superiores no se originan de la lenta acumulación de micromutaciones seleccionadas para distintos ambientes, sino por amplias macromutaciones tempranas que instantáneamente, por afectar procesos embriológicos iniciales, producen los rasgos básicos del nuevo grupo. Luego estos rasgos pueden mejorarse, perfeccionarse y diversificarse si se encuentra un nicho ecológico apropiado según los principios darwinistas.

Llegados a este punto nos permitiremos una corta digresión. Parece ser que la doctrina neodarwinista ha considerado en demasía el papel que juega el ambiente ecológico al actuar como tamiz selectivo para la acumulación de micromutaciones. Si tratamos de elaborar una filogenia neodarwinista en detalle, necesitamos distintos nichos ecológicos para cada nivel (subespecífico, específico, genérico, etc.), es decir, considerar en realidad un ordenamiento de distintos ambientes que simplemente no existe. Si durante un período geológico se producen cambios de temperatura, humedad o salinidad, o una selva es reemplazada por una estepa, u ocurre cualquier otro fenómeno similar, numerosos rasgos ambientales son afectados formándose unos pocos nichos pero muy amplios. Por lo tanto, basándonos en los principios neodarwinistas, deberíamos esperar de las formas disponibles una adaptación convergente muy uniforme, es decir la formación de muy pocos tipos nuevos. Pero

en realidad sucede todo lo contrario: los cambios son seguidos por una gran diversificación evolutiva.

Volviendo a las macromutaciones, es lícito suponer que las desviaciones fundamentales en la escala de las categorías superiores se obtienen inicialmente por únicos y grandes cambios mutacionales, produciéndose bruscamente lo esencial del nuevo tipo. A esta suposición se oponen violentamente la mayoría de los genéticos, que pretenden que los hechos encontrados en el nivel subespecífico se apliquen también a las categorías superiores. La repetición incesante, con el ligero comentario de las dificultades, de esta pretensión no demostrada, y la postura arrogante hacia aquellos que no son arrastrados tan fácilmente por las modas en la ciencia, son consideradas pruebas científicas en favor de la doctrina. Es cierto que nadie ha producido hasta ahora una nueva especie o género, etc., por macromutación. Pero también es cierto que nadie ha producido ni siquiera una especie por la selección de micromutaciones. En los organismos más estudiados, como la *Drosophila*, se conocen innumerables mutaciones. Si fuéramos capaces de combinar mil o más de estas mutaciones en un solo individuo, éste todavía no se parecería a ningún tipo conocido como especie en la naturaleza.

Se nos plantean ahora tres interrogantes: 1º ¿Existen macromutaciones de ese tipo, que puedan ser tomadas como modelo para los acontecimientos naturales? 2º ¿Son lo bastante viables estos mutantes como para introducirse en el nicho para el cual están preadaptados, o mantener el suyo propio en una población no sometida a la selección? 3º ¿Cómo tiene lugar el aislamiento genético de estos mutantes, que no puede ser simultáneo de la mutación ya que ello haría imposible su arraigo? Es indudable que en muchos casos se observaron macromutaciones y, en ellos, una única etapa mutacional mendeliana produce formas que, de hallarse puras en la naturaleza serían consideradas típicas de diferencias específicas, genéricas e incluso de familias u órdenes. Entre las plantas se puede citar la mutación que produce flores radiadas en lugar de pelóricas en los "conejitos", (*Anthirinium*), o la configuración de la corola y los estambres típicos de otros géneros; la mutación del maíz que produce la forma herbácea característica de un posible antecesor; las mutaciones en las hepáticas, que producen formas semejantes a otros géneros. De entre los animales

podemos citar las mutaciones de *Drosophila* que afectan los apéndices produciendo cuatro alas o cuatro halterios, patas en lugar de alas o cambios similares en los órganos bucales. Estos son ejemplos de lo que puede obtenerse de una sola etapa mutacional. Si un mutante puede transformar un ala en una pata (con todas las formas de transición que demuestran la existencia de una transformación de la predisposición (*Anlage*), no hay razón alguna para suponer que otro raro mutante no pueda producir un cambio en el nivel de una categoría superior. Estos macromutantes, pese a que son solamente acontecimientos esporádicos en la especie, constituyen un buen modelo de los posibles acontecimientos evolutivos.

Los macromutantes pueden tener una viabilidad reducida o normal, o alcanzar esta última mediante la acumulación de modificadores. Los cruzamientos con las formas originales pueden ser fértiles, o de fertilidad reducida. Pueden ser dominantes o recesivos y, finalmente, si las macromutaciones son extremas y por lo tanto menos viables y fértiles, pueden variar en expresividad dentro de la misma homocigota desde la macromutación extrema ya citada hasta una leve macromutación completamente fértil. Estos últimos tipos pueden mantenerse como mutantes dentro de una población hasta tanto hayan adquirido ventajas selectivas y modificadores de la fertilidad que les permitan adecuarse a un nuevo nicho ecológico.

El siguiente problema, el aislamiento genético de un macromutante de sus formas originales, no es en modo alguno diferente del proceso que tiene lugar en las micromutaciones o en su acumulación, y puede tener lugar por cualquiera de los medios ya conocidos. No es necesario decir que todos los hechos y conclusiones establecidos en los procesos de micromutación, mediante el estudio de genética de poblaciones, son aplicables a las macromutaciones, salvo la fundamental diferencia de que la selección alcanza su expresión final con rapidez y un tipo adaptativo de importancia se somete a ella, en un nivel en el que cobra verdadero sentido.

Surge ahora la pregunta de si las simples macromutaciones mendelianas alcanzan a explicar las diferencias entre las categorías superiores. Una serie de hechos, conocidos recientemente, requieren especial atención. La magnífica herramienta provista por los cromosomas gigantes salivares de los Dípteros, permite analizar las

diferencias cromosómicas más íntimas en especies más o menos relacionadas, especialmente de *Drosophila*. Se dedujo que la estructura íntima de los cromosomas cambia en forma aproximada con la afinidad de las especies<sup>1</sup>. Dentro de una especie, y entre especies estrechamente relacionadas, existe una tendencia a un reajuste segmental, por inversión, dentro de los cromosomas (lo que el lenguaje de la genética clásica denomina cambio en el orden de los genes).

Es cierto que especies muy relacionadas entre sí muestran algunas veces diferencias insignificantes de este tipo, y que éstas son aún menos importantes que las encontradas entre subespecies. Existen también especies muy relacionadas, por ejemplo aquellas casi iguales morfológicamente pero que poseen cromosomas que difieren acentuadamente en la disposición de sus segmentos. Podemos afirmar que en general el aumento de diferencias taxonómicas trae aparejado una mayor variación en la estructura íntima de los cromosomas. En algunas secciones puede demostrarse la acumulación de pequeñas y grandes inversiones; ello significa que la estructura ha sido alterada sin cambios reales en sus elementos constitutivos. En otras secciones, sin embargo, la estructura es tan diferente que es imposible relacionarla con parte alguna de los cromosomas de otras especies. Especies aún más distantes tienen estructuras cromosómicas totalmente diferentes. En el caso de distintos géneros la disimilitud puede ser extremadamente grande.

Esta evidencia señala una evolución intracromosómica que es paralela a la diversidad genética. ¿Cómo puede el neodarwinismo explicar estos hechos dentro de su panorama de la evolución? Sólo veo una manera: suponiendo que, independientemente de la evolución por selección de los micromutantes que afectan caracteres fisiológicos y morfológicos, se producen pequeños cambios en la arquitectura cromosómica que, por razones desconocidas, son de valor selectivo, y se acumulan hasta producir un cambio total del cromosoma. Si se trata de dar un significado real a esta inter-

<sup>1</sup> En relación con esto pasamos por alto el hecho de que, además, la morfología general y el número de cromosomas son diferentes para varios grupos de especies; esto también involucra un cambio evolutivo, de sentido obscuro, aunque se conoce el mecanismo por el cual se produce. En esta breve discusión tampoco tuvimos en cuenta el método especial de formación de especies por alotetraploidía, hallado solamente en plantas.

pretación, surgen serias dificultades. En el caso de pocas inversiones grandes se puede afirmar que estos cambios protegen de un crossing-over a ciertas secciones de los cromosomas cuando hay heterocigosis. Pero esta explicación, aún no confirmada, no es aplicable a las diferencias homocigóticas de las especies. Sabemos que los cambios en la arquitectura de los cromosomas pueden actuar como mutaciones de genes por el denominado efecto de posición. Pero, ¿para qué necesitamos además de y en forma paralela a las mutaciones génicas, la acumulación de efectos de posición que, como es sabido, producen el mismo resultado que las mutaciones en los puntos cercanos a la perturbación estructural? Cualquiera que encare en forma realista estos hechos debe admitir que el cambio en la estructura íntima de un cromosoma, que culmina en una diversificación total del mismo, debe tener un significado definido aparte del de la supuesta acumulación de genes mutantes.

#### MUTACION SISTEMICA

Teniendo en cuenta estos hechos citológicos, a los que se añade la suposición de la necesidad de la macromutación para explicar la evolución de categorías superiores y las grandes adaptaciones, como así también las ideas modernas sobre la relación entre la arquitectura cromosómica y la teoría del gene y su mutación, he postulado la hipótesis de que, además de las pequeñas o grandes mutaciones de los loci genéticos, existe un tipo de mutación completamente distinto. La he denominado "mutación sistémica", queriendo con ello significar que un reordenamiento de la íntima estructura cromosómica, que puede producirse al azar, actuaría como un agente macromutacional: produciría repentinamente, un importante efecto sobre una serie de procesos del desarrollo, para conducir a una forma nueva y estable, completamente distinta de la anterior. Esta idea parece surgir como una necesidad de la consideración seria de los hechos discutidos en los párrafos anteriores. Sería una objeción falaz a esta hipótesis, el decir que no se tienen evidencias de este proceso. No se tienen tampoco de la aparición de un ejemplar de una categoría sistemática superior mediante la selección de micromutantes. No se puede siquiera aventurar una

explicación hipotética sobre el origen de la diferencia en la íntima estructura cromosómica de dos especies de *Drosophila* muy distanciadas. Antes de alcanzar este punto, deberían aceptarse nuevas ideas, derivadas de hechos que no encuadran en el viejo marco. La prueba de esta hipótesis presenta, naturalmente, innumerables dificultades. Salvo en los Díptera, la estructura íntima del cromosoma es inaccesible. Si examinamos dos géneros, por ejemplo de *Orthoptera*, cada cual con 24 cromosomas de aspecto semejante, no podemos hacer ninguna inferencia respecto a su estructura íntima, (excepto en los casos de incompatibilidad en la sinapsis), si bien pueden ser tan distintos como el día y la noche.

Se ha sugerido como crítica a esta idea, el hecho de que los cromosomas que han sufrido una redistribución no podrían realizar una sinapsis normal con los cromosomas originales, y esto impediría la aparición de una nueva línea. No debe olvidarse que cromosomas muy diferentes pueden realizar una sinapsis y una segregación normales, siempre que haya permanecido inmutable la región que rodea a los centromeros; no veo, por lo tanto, ninguna dificultad en este aspecto. La hipótesis de la mutación sistémica, añadida al hecho de las macromutaciones simples, será válida hasta tanto no se haya establecido una explicación neodarwinista razonable de la evolución cromosómica.

La ciencia que nos muestra la evolución en acción: la paleontología, debería proveernos de una importante información. Poseemos una gran cantidad de datos, pero no hay unanimidad respecto a su interpretación. Los hechos de mayor importancia general son los siguientes: la aparición de un nuevo *phylum*, un nuevo orden o una clase, es siempre seguida de una diversificación brusca, explosiva, (en términos temporales geológicos), de modo que prácticamente todos los órdenes o familias conocidas surgen repentinamente y sin aparentes transiciones. Este hecho es seguido por una evolución lenta, que a menudo tiene el aspecto de un cambio gradual, paso por paso, pese a que al nivel genérico aún se producen cambios bruscos, sin transiciones. Al fin de este proceso, a menudo se observa una especie de desenfreno evolutivo. Las formas gigantes, y las extrañas o patológicas de distintos tipos, preceden la extinción del grupo. Por lo general, en las series de evolución lenta, como la tan conocida del caballo, los pasos decisivos son bruscos, sin transiciones: por ejemplo, la elección

para transformaciones posteriores del dedo medio en oposición a los dos que desarrollan los artiodáctilos; o la súbita transición del pie tetradáctilo al tridáctilo, con predominio del tercer radio.

Las nuevas formas no parecen originarse de familias, géneros o especies especializadas, sino de formas simples y generales. La especialización parece conducir a un callejón sin salida. Una vez iniciadas, las líneas de especialización, tienen una tendencia a continuar en forma recta, adquiriendo cada vez más sus rasgos característicos. A pesar de existir una enorme cantidad de material paleontológico, con largas series de secuencias estratigráficas intactas, perfectamente documentadas, para las categorías inferiores, no hay ninguna evidencia de transiciones entre categorías superiores.

Estos, y otros importantes hechos de la paleontología, han recibido variadas interpretaciones. Si dejamos de lado las anticuadas explicaciones lamarekianas y las fuerzas místicas de la ortogénesis, podemos afirmar que los paleontólogos modernos aceptan la idea de que los hechos básicos de la evolución, es decir, mutación, selección y radiación adaptativa, pueden aplicarse también al material paleontológico. Las diferencias de opinión surgen en el mismo punto que en el caso de la genética. Un grupo trata de explicar los hechos básicos de la paleontología mediante la interpretación neodarwinista, y afirma que la acumulación de micro-mutaciones puede explicar la evolución basada en datos paleontológicos. Cuando surgen dificultades, tales como la ausencia de etapas de transición en la macroevolución, se lo atribuye a la falta de un registro paleontológico completo, o se supone que los nuevos tipos, repentinamente aparecidos, provienen de alguna región inexplorable. Se recurre a menudo al principio de Wright, que establece que las poblaciones divididas en pequeñas unidades son las más aptas para sufrir una evolución rápida, sin que se erlique cómo esta estructura pudo haberse mantenido ininterrumpidamente durante la formación de especies, a partir de subespecies, de géneros a partir de especies, etc.

Otro grupo de paleontólogos sostiene que las dificultades que presenta el registro paleontológico a la interpretación neodarwinista, reafirma un punto de vista idéntico al expresado anteriormente en este artículo, es decir, formación de las categorías superiores por grandes pasos iniciales del tipo de las macromutaciones que afec-

tan precoces y decisivos procesos embriológicos del organismo. Evidentemente estoy convencido de que este último grupo tiene argumentos muy sólidos y finalmente saldrá victorioso, pese a la arrogante actitud y las críticas condescendientes de algunos ardientes admiradores de la doctrina neodarwinista. El futuro decidirá. Sin embargo, debe recalcar nuevamente que este es sólo un problema muy específico, ya que los grandes hechos y explicaciones de la evolución por mutación, selección y adaptación están definitivamente establecidos.

#### BIBLIOGRAFIA

Puede hallarse una discusión completa del punto de vista neodarwinista en:

- DOBZHANSKY, TH. 1951. *Genetics and the origin of species*. (3rd. edition).—Columbia University Press.
- HUXLEY, J. 1942. *Evolution, the modern synthesis*. —Harper & Brothers. New York and London.
- MAYR, E. 1944. *Systematics and the origin of species*.—Columbia University Press.
- RENSCH, B. 1947. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*.—F. Encke. Stuttgart.
- SIMPSON, G. G. 1945. *Tempo and mode in evolution*.—Columbia University Press.
- STEBBINS, G. L. 1950. *Variation and evolution in plants*.—Columbia University Press.
- El punto de vista opuesto se encuentra explicado en:
- GOLDSCHMIDT, R. B. 1940. *The material basis of evolution*.—Yale University Press.
- SCHINDELWOLF, O. H. 1950. *Grundfragen der Paleontologie. E. Schweizercarthische Verlagsbuchhandlung*.—Stuttgart.

La publicación de este artículo traducido, que agradecemos a la atención del "American Scientist" donde apareció en su idioma original, es nuestro homenaje al eminente zoólogo y pionero de la moderna genética recientemente fallecido. Entre sus otras publicaciones podemos citar:

- 1927: *Physiologische Theorie der Vererbung*, Berlin.
- 1931: *Die sexuellen Zwischenstufen*, Berlin.
- 1938: *Physiological Genetics*, New York.
- 1940: *The material basis of Evolution*.
- 1955: *Theoretical genetics*.

## COMENTARIOS BIBLIOGRAFICOS

DODSON, E. O., 1952. *A Text-book of Evolution*.—I-XVII, 1-420. W. B. Saunders and Co. Philadelphia and London.

Podrá parecer fuera de época un comentario bibliográfico de una "novedad" aparecida hace seis años. Sin embargo, las características sobresalientes de la obra en lo que a su aspecto didáctico se refiere, y la poca difusión del mismo en nuestro medio, son condiciones suficientes como para poder permitir esta revisión en un número de *Holmbergia*, dedicado a conmemorar el centenario de la enunciación de la teoría de la selección natural.

El autor divide la obra en cinco partes fundamentales: 1) Definición de Evolución; 2) Filogenia (Evolución por encima del nivel específico); 3) Origen de las Variaciones (Descendencia con Modificaciones); 4) El origen de las especies o el origen de la discontinuidad, y 5) Retrospección y porvenir.

Comienza la primera parte con una explicación de la concepción darwiniana de la selección natural, a la que sigue toda una sección dedicada a las evidencias que surgen en apoyo de la evolución de la biogeografía, taxonomía, anatomía y fisiología comparadas, paleontología y genética. Los ejemplos son claros y expresan con exactitud las relaciones filéticas que desean mostrarse. Existe perfecto equilibrio en el tratamiento de las diferentes ramas de las que se obtienen evidencias al proceso evolutivo. El quinto capítulo de la obra es resumido, se titula "La Historia del Pensamiento Evolutivo", pero a pesar de la característica señalada no deja detalle sobresaliente por tratar; figuran las fluctuaciones con que los científicos de distintas épocas se plegaron a las teorías predarwinianas que pretendían explicar el proceso evolutivo y contiene un lineamiento de los años post-darwinianos que han servido para trazar los rasgos del artículo que en este número, se refiere a los criterios que sobre la selección natural se mantuvieron en los últimos cien años.

En la página cien, el autor introduce oportunamente los dos principales problemas que se presentan a la teoría de la selección natural: la aparición de variaciones heredables y el origen de discontinuidad entre los seres que originalmente descienden de aquellos que formaron una población específica continua.

En la sección dedicada a Filogenia, previa enunciación de las teorías actuales sobre el origen de la vida, se tratan comprensivamente las principales líneas filéticas de ambos reinos, concluyendo con un capítulo dedicado a la evolución de los primates y a su "socialización" progresiva.

La tercera parte comprende dos capítulos en los que entra de lleno en aspectos formalmente genéticos y presenta a un nivel elemental las adquisiciones de esta disciplina que pueden utilizarse para explicar el proceso evolutivo. En la sección dedicada al origen de la discontinuidad, si bien el autor plantea las dos teorías — neodarwinismo y teoría de Goldschmidt — con que hoy día explica el juego de la selección natural, se inclina netamente por la de Goldschmidt, y si bien admite que la mayoría de los genetistas actuales apoyan el neodarwinismo como la explicación más probable del proceso evolutivo; no hesita en afirmar: "There is no doubt that the majority of geneticists, as well as other students of evolution do not agree with Goldschmidt with respect to some or all of this theses; ... but, as has been demonstrated abundantly, majorities have not always been right".

En lo que a mecanismos de aislación y formación de especies se refiere, los puntos que en la teoría completa requieren un tratamiento estadístico, están muy bien tratados, haciendo uso mínimo de implementos matemáticos, sin perder estrictez científica.

La quinta parte es de carácter histórico y filosófico, y el autor no deja de llamar la atención sobre la posición agnóstica que debe adoptar toda persona estudiosa de la evolución frente a dogmas.

En suma, se trata de un texto elemental cuya lectura es recomendable a todo aquel que desee formarse una idea básica del estado actual del problema evolutivo y del aporte que a la solución de los por qué aún no resueltos, pueden hacer los especialistas de las distintas ramas de la biología.—*J. P. Bozzini.*

SANDERS, H. L., 1957. *The Cephalocarida and Crustacean Phylogeny*, en *Syst. Zool.*, 6 (3) : 113-128, 148.

El autor es investigador asociado en el Instituto Oceanográfico de Woods Hole (Massachusetts, E. U. A.). En 1955, con el descubrimiento de 8 ejemplares de *Hutchinsoniella macracantha*, un diminuto crustáceo marino hallado en Buzzards Bay, Massachusetts, Sanders fundó una nueva subclase de *Crustacea* bautizada *Cephalocarida*. La sorprendente primitividad de este animal y su valor filogenético ha sido reconocido por zoólogos como Remane y Dahl. Sanders presenta una cuidadosa comparación morfológica de los apéndices de *Hutchinsoniella* con *Lepidocaris* (uno de los crustáceos fósiles más antiguos) y con crustáceos actuales. Ha contado con 320 ejemplares adicionales a los de la descripción original y adelanta el estudio hecho sobre gónadas (el animal es hermafrodita) y desarrollo larval. Se deducen consecuencias de gran alcance que se pueden resumir así.

- a) *Hutchinsoniella* responde a las interpretaciones que se han ideado del crustáceo ancestral hipotético.
- b) Debe considerarse a *Cephalocarida*, de acuerdo a la morfología comparada, como grupo más cercano al tronco de origen en la evolución de los Crustáceos (retención del proceso masticatorio "naupliar" en

- las antenas, apéndice trilobítico apenas modificado, maxilas del mismo tipo que el apéndice postcefálico).
- c) Los apéndices de *H. m.* son comparables y homologables con los de *Trilobita*.
- d) El apéndice primitivo de los Artrópodos sería de tipo estenopodio en vez de foliáceo.
- e) El origen monofilético de *Crustacea* es más evidente y cuenta ahora con fuertes argumentos.
- f) La validez de un subphylum *Trilobitomorpha* Stormer 1944, como grupo natural, es muy dudosa. *Cephalocarida* establece relaciones muy evidentes con trilobitomorfos del Cámbrico medio y una unión entre ellos y las subclases actuales de *Crustacea*.

El trabajo de Sanders revela que en América del Norte, a pesar de demostraciones en contrario, hay excelentes investigadores con criterio "europeo", y por otra parte, la necesidad de reordenar enteramente los conceptos sobre morfología, sistemática, relaciones y filogenia de los grandes grupos de Crustáceos.—*R. A. Ringuelet*.

CASTELLANOS, Z. A. de, 1957. *Contribución al conocimiento de las especies de ostras del litoral argentino* ("*Ostrea puelchana* y *O. spreta*"). Folleto del Depto. Investigaciones Pesqueras, Min. Agric. y Ganad. Nación, 40 págs., 12 láms., Buenos Aires.

La autora, que revista como técnico de la repartición que publica el trabajo y como docente en el Museo de La Plata, expone las diferencias morfológicas y biológicas de ambas ostras, detallando las actividades reproductoras, estados embrionarios, crecimiento y valor alimenticio en grasas y prótidos. Las dos especies son "hermafroditas 80 % y dioicas 20 %, protándricas y larvíporas". Es el primer trabajo en nuestro medio donde se estudia el desarrollo embrionario de un molusco marino. Con su aparición no se puede menos de recordar las decenas de años perdidos en estériles ensayos de ostricultura mal hechos en el país. Esta investigación demuestra dos cosas: a) que el naturalista formado en la Argentina puede ofrecer resultados seguros en asuntos biológicos de interés aplicado cuando tiene un mínimo de tranquilidad y facilidades; b) cuál es el camino a seguir en las reparticiones oficiales con atingencia en cuestiones de la Naturaleza: dejar trabajar y poner lo necesario para que el esfuerzo fructifique (medios para terminar los trabajos y publicar sus resultados).—*R. A. Ringuelet*.

ROVEDA, R. J., 1957. *Zooparásitos de interés veterinario en la República Argentina*. Rev. Invest. Ganaderas (1): 15-27. Buenos Aires.

Lista nominal de zooparásitos de animales domésticos comprobados en Argentina. Sobreabunda subrayar la necesidad de listas semejantes, que son ape-

nas el primer ladrillo de un edificio inexistente o a medias, y de las que ya aparecida es la tercera. La primera se debe a Kurt Wolffhügel (1911) y la segunda a R. A. Ringuelet (1948). Los zoólogos con buena base tienen un papel potencial muy importante que jugar en estos temas y es bueno recordar la necesidad de revisación y estudio científico de los parásitos animales de la fauna silvestre (sobre todo vertebrados) para poner en su justo punto muchos aspectos de la parasitología aplicada. Algunas sugerencias son oportunas, entre ellas, el cambio de *Ascaridia galli*, nematode que debe ser *A. lineata*. Sería interesante que se publicaran en forma documentada los parásitos del ganso doméstico. Varias ausencias manifiestas ponen de relieve el atraso de la parasitología aplicada, verbigracia, los helmintos de la llama, parásitos del visón, zorros de criadero, faisanes. La lista nos sugiere también la falta de una nómima o conspectus de los parásitos de animales de laboratorio. — R. A. Ringuelet.

GALLAGHER, J. R., 1957. *Cyclomorphosis in the Rotifera "Keratella cochlearis"* (Gosse). Trans. Amer. Micr. Soc., 76 (2) : 196-203.

La ciclomorfosis ha motivado múltiples investigaciones y ésta es una interesante, parte de una tesis para optar al grado Ph.D. Este fenómeno consiste en una sucesión regular de somaciones ligada a un ciclo ambiental anual; sabemos que no está restringida a Rotíferos y Cladóceros, pues se ha comprobado, sea en la naturaleza o por vía experimental o semiexperimental, en Clorofíceas, Euglenoidinos, Dinoflagelados, Rizópodos, Ciliados, Dípteros Simúlidos y Culícidos, y en Anfibios. Gallagher ha estudiado poblaciones de 24 lagos y lagunas de la región de Philadelphia, EE. UU.; mide la longitud total, la del cuerpo y la espina caudal; los datos ambientales registrados son la temperatura del agua y aire, pH y conductividad. Encuentra correlación entre la temperatura promedio del aire en el período estudiado (1 año) y la longitud promedio de la espina caudal. En meses fríos predomina la variedad o forma de espina larga, y en los cálidos las formas de espina mediana o sin espina. Indica, por lo tanto, una oscilación gradual y cíclica en la longitud promedio de la espina caudal y en la composición "varietal" de la especie. Como es sabido, las variedades y formas de este rotífero reciben nombres particulares y sus poblaciones no se pueden separar con seguridad; el autor ofrece un dato más a la creencia fundada de que tales "formas" o "variedades" son simples somaciones en un ciclo ambiental anual. Discute finalmente la causal de la variación cíclica, mencionando trabajos recientes de índole embriológica y bioquímica en relación con la hipótesis sobre los efectos de la temperatura y pH sobre los sistemas de enzimas morfogenéticos. Bibliografía de 13 títulos. — R. A. Ringuelet.

LONGWELL, C. R. and FLINT, R. F., 1955. *Introduction to Physical Geology*, John Wiley & Sons, Inc., New York, 1-432, 308 figs.

Es éste un libro elemental de geología general o geología física, con el que sus autores, muy conocidos por obras similares, han procurado brindar a los

estudiantes de esta rama de las Ciencias Naturales, un cuadro lo más sencillo y completo posible de los complejos procesos geológicos. El plan de la obra, no obstante tratarse de una segunda edición, ha sido elaborado sobre consultas realizadas por los autores a un elevado número de experimentados profesores de geología, a través de cuestionarios o visitas personales, de las cuales, como aquéllos lo expresan en el prefacio, no siempre surgieron criterios coincidentes en cuanto se refiere a ilustraciones, conveniencia de dar mayor desarrollo a uno u otro capítulo, o sobre la elección del tamaño y formato más adecuados. Esta circunstancia demuestra hasta qué punto se ha tratado de alcanzar, con manifiesta responsabilidad, un elevado grado de perfección en la presentación de la obra.

Su contenido se vuelca a través de los siguientes capítulos y apéndices: 1. La Ciencia de la Tierra. — 2. Una vista general de la Tierra. — 3. Materiales de la Corteza Terrestre. — 4. El Tiempo Geológico. — 5. Geología Ignea. — 6. Meteorización y Suelos. — 7. Erosión en Masa (Mass-wasting). — 8. Agua Corriente. — 9. Erosión Fluvial y Erosión en Masa. — 10. Agua Subterránea. — 11. Lagos y Cuenecas. — 12. Glaciares y Glaciación. — 13. Erosión Eólica y Desiertos. — 14. El Mar; Geología Submarina. — 15. Olas, Corrientes y Erosión de Costas. — 16. Rocas Sedimentarias. — 17. Deformación de la Corteza Terrestre. — 18. Metamorfismo. — 19. Terremotos; el Interior de la Tierra. — 20. Montañas y Geosinclinales. — 21. Geología en la Industria. — Apéndice A: Cómo identificar minerales comunes. — B: Identificación de Rocas Comunes. — C: Mapas. — D: Símbolos y Tablas de Conversión.

Una simple hojeada del texto deja la impresión de que algunos capítulos hubieran merecido mayor extensión, pero no debe olvidarse que tratándose de una obra con carácter de "introducción", para no restar simplicidad, se evitó incursiones detalladas en los diversos tópicos para poder mantener el nivel general y reducir a un mínimo el empleo de vocablos técnicos.

Las ilustraciones están siempre referidas en el texto, y para que no constituyan simples motivos de embellecimiento se complementan con rótulos aclaratorios sobreimpresos y no pocas veces son diagramas explicativos. Las fotografías en general exhiben claramente el proceso o aspecto geológico captado, aunque algunas, por defecto de la impresión, no cumplen satisfactoriamente su cometido.

Cada capítulo está acompañado por una breve lista bibliográfica, integrada por textos conocidos en nuestro ambiente, y muchos de ellos se encuentran en las bibliotecas de las distintas Facultades de Ciencias Naturales del país.

Es, en suma, un texto recomendable para todos los estudiantes que se inician en los primeros cursos de geología. — *E. J. Methol.*

# MINERA ALUMINE S. A. I. C. F.

---

Bernardo de Irigoyen 248

Buenos Aires

T. E. 37 - 3121, 3428, 3426, 3282, 3311, 3313 y 3315

---

ARCILLAS Y CAOLINES

WOLFRAM

FLUORITA

TALCO

---

**(( TINCAR ))**

UN PRESTIGIO PARA LA INDUSTRIA ARGENTINA

**CIA. MINERA ARREQUINTIN S.R.L.**

Capital : \$ 200.000.—

Av. Belgrano 427 - 5º piso

T. E. 34 - 6325

**A. O. HERRERA & R. A. MÜLLER**

SOC. COL.

CONSULTORES MINEROS

Av. Belgrano 427 - 5º piso

T. E. 34 - 6325