

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS



LA EVOLUCION BIOLÓGICA COMO EJEMPLO DE
PROCESO EVOLUTIVO

TESIS PROFESIONAL

Que Para Obtener el Título de

F I S I C O

P r e s e n t a

JESUS ANTONIO VAZQUEZ Y ABAD



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A mis familiares, maestros y amigos

Las ideas fundamentales expuestas en este trabajo, así como gran parte de su desarrollo, se deben al Dr. Rafael Pérez Pascual, cuya dirección hizo que la elaboración de esta tesis constituyera para mí un verdadero proceso de aprendizaje con resultados solo parcial y brevemente expuestos aquí.

Deseo agradecer también al M. en C. Manuel Faustino Rico Bernal y a los Dres. Germinal Cocho Gil, Rosalva Ridaura Sanz y Carlos García Moreira, por la revisión general de este trabajo y sus acertadas indicaciones, así como las orientaciones y la colaboración de Juan Vázquez Abad, José E. Marquina Fábrega y Concepción Pérez de Celis H.; y finalmente a Ma. de Lourdes Zubieta García, no solo por el impulso y apoyo que me brindó en todo momento, sino principalmente por su interés y crítica cariñosa y objetiva.

I N D I C E

	pag.
INTRODUCCION	5
PARTE I: MARCO TEORICO	
Capítulo 1: Algunas consideraciones sobre el problema de la unidad y la diversidad	11
Capítulo 2: Algunos conceptos alrededor de la evolución biológica.	28
PARTE II: EL MODELO	
Capítulo 3: Antecedentes	67
Capítulo 4: Algunos conceptos de Ecología.	78
Capítulo 5: Exposición del modelo. Algunas pruebas.	104
Capítulo 6: Resumen y Conclusiones. Indicaciones para trabajos posteriores.	124
ANEXO: Programas y Resultados	132
BIBLIOGRAFIA	162

INTRODUCCION

En el proceso de estudio de evolución de un sistema, y en particular de los sistemas biológicos, han surgido y seguirán surgiendo una serie de preguntas, respuestas y nuevas interrogantes que testimonian la amplitud de este campo y su gran riqueza conceptual.

Sobre la evolución biológica disponemos de una gran cantidad de datos y trabajos descriptivos. Pero es a partir del siglo pasado, y principalmente de los trabajos de Darwin, que comienzan a aumentar los esfuerzos hacia la obtención de ideas sintetizadoras. Esto no quiere decir que no hubiera en la antigüedad esfuerzos a nivel conceptual, ni que los hallazgos descriptivos hayan carecido de un desarrollo paralelo al respecto; simplemente se conocen pocos aportes teóricos anteriores en el camino hacia el conocimiento científico de la evolución.

El conocimiento es un proceso histórico y, como tal, depende del acervo existente de descubrimientos y teorías así como de la propia emergencia y desarrollo de éstos. El verdadero conocimiento de la evolución radica en la percepción del hecho de que en el mundo hay unidad y diversidad, en el conocimiento de su significado material, en la comprensión de los mecanismos que generan y a los que, a la vez, están sometidos, y en la percepción y comprensión de la forma en que estos mecanismos reflejan y se ven reflejados en la realidad.

El planteamiento del proceso evolutivo como problema de la unidad y la diversidad en los términos expuestos será el tema del primer capítulo de este trabajo. Unidad y diversidad son reconocidas como categorías antagónicas de cuya dialéctica son síntesis los procesos evolutivos biológicos. De los mecanismos generados, de la forma que adquiere este antagonismo en los casos concretos, resultan los procesos evolutivos materiales. La evolución biológica es reconocida como resultante de este proceso dialéctico y es, por lo tanto, un proceso histórico (entendemos por proceso histórico no sólo los que ocurren en sistemas sociales, sino en general el devenir de un sistema que guarda memoria de los procesos y sucesos que lo componen, incorporando estos datos de manera esencial en su propio desarrollo posterior como sistema).

En el caso de los sistemas biológicos, la unidad y la diversidad adquieren diferentes representaciones, todas evidentemente relacionadas, según el nivel taxonómico (o de organización biológica) que estemos investigando. Entre los niveles taxonómicos reconocidos ha sido muy estudiado el nivel de especie y población. En el segundo capítulo de este trabajo iniciaremos una discusión encaminada a exponer los datos evolutivos más importantes actualmente conocidos, desde la óptica del antagonismo mencionado, con especial atención hacia los procesos evolutivos que ocurren por debajo del nivel de especie, o sea la microevolución.

Se concluye que la microevolución es sólo un aspecto del sistema biológico en evolución, una pequeña porción del todo que nos interesa, y como tal, aislado, no puede ser fuente para el conocimiento de la evolución incluso a nivel poblacional.

La evolución biológica, repetimos, resulta del antagonismo dialéctico entre unidad y diversidad del mundo vivo. Este antagonismo da lugar a un proceso histórico en el sistema como un todo, y se manifiesta en todos sus niveles; es decir, este antagonismo dialéctico se concretiza en diferentes formas en las distintas porciones del sistema. Pero no podemos pretender que del estudio de alguna de sus porciones, de alguno de los aspectos, o de todos ellos por separado, podamos comprender al todo. Creer que el total es la simple suma de sus partes es resultado de una visión positivista y mecánica del mundo. Pero la realidad es dialéctica y, como tal, podemos caminar hacia su conocimiento a través de su seccionamiento y el uso de la lógica formal como una herramienta para la comprensión de esa porción; lo que no podemos jamás es pretender que alcanzamos el conocimiento sumando los resultados que obtengamos de la aplicación de herramientas formales en cada parte: hay un elemento faltante, que es justamente la dialéctica de la Naturaleza.

Un reflejo del antagonismo básico entre unidad y diversidad se da en la

reproducción a nivel de población, con la existencia de dos características poblacionales concretas: la reproducción exacta y la variación (principalmente mutacional), y la acción de la selección natural sobre dicha población. La cuantificación de la forma en que influyen estas propiedades en el desarrollo de una población determinada, así como de su regulación, depende de las interacciones entre poblaciones y medio ambiente. Estas interacciones son materia de estudio de la Ecología (entre otras disciplinas); algunas ideas ecológicas importantes para nuestro modelo son expuestas en el capítulo 4. El mecanismo mencionado es plasmado en un modelo de simulación computacional que se expone en el capítulo 5.

Finalmente, se exponen y comentan algunas pruebas con este modelo y en el capítulo 6 se ofrece un resumen, conclusiones y algunas ideas para trabajos posteriores.

PARTE I : MARCO TEORICO

Capítulo I

ALGUNAS CONSIDERACIONES SOBRE EL PROBLEMA

DE LA UNIDAD Y LA DIVERSIDAD

Al asomarnos al mundo que nos rodea de inmediato apreciamos unidad y diversidad en todas partes: son dos aspectos básicos que lo caracterizan. Desde la antigüedad remota el hombre ha sido capaz de reconocerlos. Hay diversidad de formas en la Naturaleza, pero el hombre encuentra patrones que se repiten y puede decir qué cosas tienen forma de esfera, de polígono, de poliedro, etc.; hay diversidad de colores, pero el hombre indica los objetos rojos y los diferencia de los azules, y a los azul cielo de los azul bandera, etc.

La diversidad de lo vivo siempre ha sido evidente para el hombre, a quien bastaba observar cualquier organismo viviente para comprender sus diferencias con todos los demás entes vivos. Ningún árbol es exactamente igual a otro. Sin embargo, reconocemos en todos los árboles una unidad que los hace diferentes a otros organismos como los animales, y llamamos a esa propiedad "lo vegetal". A medida que el hombre aumenta su conocimiento refina este reconocimiento de la unidad cada vez más, es decir, reconoce unidad en grupos cada vez menos amplios de seres vivos. Pero también llamamos a todos "lo vivo", con lo cual manifestamos una propiedad común a ellos.

Siendo la diversidad más inmediata que la unidad, se nos antoja que esta última ha sido obtenida reuniendo lo diverso en pequeños grupos, y éstos a su vez en grupos mayores. La reunión de diversidad en grupos se conoce como clasificación o taxonomía. Esta forma de clasificar, basándonos en el poder de la Razón para reunir lo diverso, fue seguida entre otros por Aristóteles, tuvo su "apóstol" en Linneo y ocupó también a Darwin. Si afirmáramos que la unidad en lo vivo, en los animales, en los vertebrados, en los mamíferos, etc., es producto de cómo clasifica el hombre y no existe en la Naturaleza, estaríamos aseverando que el ser humano percibe la diversidad en la Naturaleza como cualidad propia de ella y que la Razón es quien va construyendo la unidad con base en los datos de la diversidad. Al mismo tiempo podríamos pensar que puesto que la unidad es creación de la mente humana, hay la posibilidad de crear tantas unidades, distintas unas de otras, como sujetos pensantes haya. La unidad sería un efecto del acto de percepción de lo real por el hombre, o bien un producto de su razón y no existiría sin ella; por lo tanto, no existiría sin el sujeto pensante, sin el hombre.

Este problema es central para la comprensión del fenómeno evolutivo en los sistemas biológicos y será tratado en el resto de este capítulo. Comenzaremos por hacer una breve revisión de las ideas que al respecto han vertido algunos filósofos.

El antiguo Protágoras (480-410 a. de n. e.) señaló que "el hombre es

la medida de todas las cosas"; que la realidad no depende de cada hombre, pero la verdad sí, a su conveniencia. Si dos hombres sienten el viento, uno podría decir que es "frío" mientras que el otro podría asegurar que es "caliente". Caliente y frío son propiedades contradictorias: nadie puede decir que las siente en el viento a la vez. Para Protágoras todo lo que podamos decir de la realidad es verdad: admitió la presencia de contrarios en ella. Un hombre puede decir que el viento es frío y el otro asegurar que es caliente porque hay frío y calor en el viento. Además, este hecho es el que le permite señalar que el único criterio de verdad es la conveniencia. Para cada hombre el viento es como lo sienta él. Como buen sofista, aseguró que no hay una verdad absoluta: cuál de los hombres hace imponer su percepción del viento dependerá de su retórica particular y no de la realidad. Por lo tanto según Protágoras no hay ninguna posibilidad de construir la unidad del mundo porque ésta no existe.

La fuente con que contamos sobre Protágoras contiene a la vez una crítica a sus ideas. En el diálogo Teeteto, Platón (427-347 a. de n. e.) admite que Protágoras está en lo correcto respecto a este mundo: es contradictorio y no hay posibilidad de unir contrarios en él. Si acaso el hombre logra reunir los datos diversos percibidos sobre las maderas que arden y obtener así la idea del fuego es porque esa idea era innata en él. El alma del hombre, antes de venir a la Tierra, estuvo en el mundo de las Ideas, el Topos Uranos (Cfr. Menón pp. 45-46 y

Teeteto, pp. 899-923; Platón). Y el hombre, al reconocer ideas unitarias en este mundo, no hace sino recordar las ideas con las que su alma estuvo en contacto en el otro mundo. El Topos Uranos, como mundo de las Ideas Absolutas, es el reino de la no-contradicción: los contrarios son excluyentes, no tienen ninguna relación mutua. Para Platón la unidad no sería creada sino captada, hecho que ocurre en el otro mundo separado de éste, donde las Ideas son absolutas y, por tanto, unitarias. La ciencia tampoco sería construcción del sujeto, sino también captación (o recuerdo) por parte del alma. No conservamos actualmente, sin embargo, ninguna evidencia de cómo concilió Platón la existencia de ambos mundos y qué relación tenían entre sí; más bien tenemos evidencia de la crisis que le produjo plantearse este problema (Cfr. Parménides pp. 958-963).

Para el obispo Berkeley (1685-1753) la sustancia material no existe. Una mesa no existe como objeto material: existe la sensación de dureza que tenemos cuando la tocamos, el sonido que percibimos al golpearla, el color que observamos al verla. Existen las sensaciones del sujeto; por lo tanto "ser es ser percibido" por el sujeto. Los datos sensoriales sólo existen porque los percibimos; en ausencia del sujeto que percibe no hay datos y por lo tanto no hay objetos. El sujeto de Berkeley, o sea la sustancia espiritual o pensante, la mente, es lo único que da unidad a las diversas percepciones. La unidad de dureza, color, sonido, etc., en la idea de mesa es producto de la mente del

hombre. Así mismo la Ciencia sería una mera construcción del sujeto. Y en todos los sujetos son comunes las percepciones que dan lugar a la idea abstracta, "ilegítima", de mesa no porque la mesa exista ni porque percibamos lo mismo todos los sujetos, sino porque la presencia de Dios da esta unidad a todas las percepciones de los sujetos; es decir, la objetividad es producto de Dios (Lenin, pp. 6-9).

Para Kant (1724-1804) las ideas de Berkeley no eran admisibles: la idea de Dios sería un producto de la mente del hombre. Por ello separó la idea de la divinidad del ámbito de la Razón y trató de justificarla con argumentos morales. Por otro lado consideró que al igual que tenemos ojos y con ellos (y no con otro órgano) es que vemos, así mismo nacemos con un aparato con el que estamos obligados a pensar. El hombre tiene formas de intuir los objetos a través de sus facultades innatas: la sensibilidad y el entendimiento. A nuestra sensibilidad llega un bombardeo de percepciones, datos inconexos de la realidad. El espacio y el tiempo son formas de percibir los objetos, pero no están en los objetos sino que al percibir datos aislados por los sentidos los conformamos en parámetros espacio-temporales. No podemos descubrir la ley a partir de la pura percepción empírica sino que la ley se produce porque existen en el entendimiento humano formas de juzgar que algo es necesario. Así, si Galileo hubiera visto caer un millón de piedras al suelo, no podría intuir del dato empírico la igualdad de aceleraciones para todos los objetos puesto que no ha visto caer a todos

los objetos ni de la percepción ha surgido la necesidad de que así deba ser, sino sólo el hecho de que así es. Si pudo emitir ese juicio es porque la mente enjuició la necesidad de que así fuera en todos los casos. El conocimiento científico sería el expresado mediante leyes o juicios de universalidad y necesidad, es decir, las categorías de unidad y necesidad en el entendimiento son las que permiten emitir juicios científicos. Por último, la posibilidad de reunir datos inconexos percibidos de la realidad para conformar objetos de conocimiento está dada por la existencia en la mente de la categoría de totalidad. La integración de lo diverso en unidad es, pues, creación del sujeto (Bréhier, pp. 444-469).

Vemos así que para los cuatro filósofos citados, representantes de fuertes corrientes de pensamiento, en la realidad no hay unidad. Para el sofista ésta no existe en el mundo, y la verdad es producto de la habilidad y conveniencia del sujeto. Para Platón este mundo es inconexo pero el hombre "recuerda" la unidad del mundo de las Ideas. Berkeley coloca al sujeto como elemento principal pues sin él no hay percepción, y sin percepción no hay existencia: la unidad es producto de la mente del hombre, en la que se manifiesta a su vez la divinidad como causante y otorgante de objetividad. Finalmente para Kant la unidad también es producto de la Razón humana.

Sin embargo, ya los antiguos presocráticos, y en particular Heráclito (c. 530-470 a. de n. e.), reconocían a la unidad como dato primario de la realidad. Entendemos por dato primario lo que se capta, la evidencia que no es producto de deducciones ni de teorías y que por eso mismo no puede ser explicado: debe experimentarse. "Una misma cosa en nosotros lo vivo y lo muerto, lo despierto y lo dormido, lo joven y lo viejo: lo uno, movido de su lugar, es lo otro, y lo otro, a su lugar devuelto, es lo uno". "Este mundo, el mismo para todos, no lo hizo ninguno de los dioses ni de los hombres, sino que ha sido eternamente y es y será un fuego eternamente viviente, que se enciende según medidas y se apaga según medidas". (Heráclito 78 y 20 en Gaos). Para Heráclito esta evidencia es la que marca la objetividad de lo real. Heráclito precisó correctamente que la realidad es objetiva porque es independiente de los sujetos: existe eternamente, con sus medidas, sin deberse a la presencia del sujeto que la percibe ni como producto de esta percepción. Es frecuente que la gente señale kantianamente que la objetividad de lo real se refiere a que la realidad es común a todos los sujetos (Schaff, p. 336). Para Kant lo que proviene de la realidad es tan inconexo que la única posibilidad de objetividad es que el sujeto la construya. O sea que lo único que puede ser objetivo para Kant es lo intersubjetivo. Desde luego que aceptar la noción kantiana de objetividad nuevamente sería negar la existencia de unidad como un hecho real

y considerarla como producto de la Razón intersubjetiva. La comunidad de un dato entre los sujetos no significa objetividad: aceptamos que la sola intervención del sujeto basta para la presencia de subjetividad y que, por tanto, la objetividad es independencia del sujeto. Esta característica es la que permite la comunidad, es decir, que la realidad sea la misma para todos los sujetos. En este sentido es que diremos, como Heráclito, que la realidad es objetiva.

Es imposible pensar en una "realidad" captada sólo por un individuo, que existe sólo para él, intransferible e incommunicable. La objetividad es inherente a la propia realidad. "Por discrepantes que sea, las opiniones que formamos los hombres al pensar la realidad no se fundan en nuestro pensamiento, se fundan en la realidad. Pues, si esta realidad no fuese una y la misma para todos, ¿cómo podrían advertirse nuestras discrepancias sobre ella?" (Nicol, pág. 480).

Así, sin objetividad no podríamos advertir la subjetividad y viceversa. Objetividad y subjetividad son esenciales para el conocimiento; sin alguna de ellas, éste no podría darse.

La unidad, a su vez, es también inherente a la realidad. "Y, en efecto, es cierto que nuestra percepción capta siempre el espectáculo de una diversidad de entes reales, y es cierto también que la razón se ve impelida a pensar la realidad del mundo como algo unitario. La noción de una pluralidad de mundos inconexos es contradictoria. Pero no es

esta inherente necesidad racional la que da rango de principio a la afirmación de la unidad del mundo. La unidad es un dato primario de la experiencia. Es erróneo creer que la experiencia capta primariamente sólo el dato de la pluralidad de entes, y que corresponde a la razón la tarea de "construir un mundo" sobre esta base, elaborando una hipótesis teórica que unifique lo múltiple y diverso. La unidad no es teoría" (Nicol, p. 476). Percibimos unidad porque en lo real hay unidad; la unidad es, pues, como la diversidad, la subjetividad y la objetividad, un dato primario. Por ello la taxonomía no es la simple búsqueda de una unidad racional a través de la diversidad, sino debe ser el reflejo de la unidad del mundo. La unidad está implícita en la diversidad de lo real.

Hemos dicho que lo uno y lo diverso, lo objetivo y lo subjetivo conforman la realidad, al contrario de lo que opinan Berkeley y Kant. Pero no por ello aceptaremos los argumentos sofistas ni la existencia del Topos Uranos.

Una contradicción lógica o formal es la que ocurre entre conceptos o juicios, a nivel de la razón humana. La lógica formal nos dice que una proposición es verdadera o falsa y creemos en el tercero excluido. Un número real cumple el axioma de tricotomía respecto al cero: es igual a éste, es mayor o menor y sólo una de las tres posibilidades. Así la forma analítica de ver la contradicción es verla como algo que repugna a la mente humana. El principio de la no contradicción nos indica la

imposibilidad de la existencia de contrarios en unidad. Formalmente los contrarios se excluyen.

La forma dialéctica de ver la contradicción considera la existencia en la realidad de contrarios en unidad. En la realidad los contrarios no son excluyentes. Para Hegel (1770-1831), redescubridor de la dialéctica en Heráclito, los contrarios coexisten en los entes (Bréhier, Cap. IX). Al no poder coexistir entran en pugna y el resultado de ella no es la desaparición de uno de los contrarios sino la aparición de un tercer elemento, la síntesis. La superación de la lucha entre contrarios, la síntesis, ocurre entonces sin la exclusión de los contrarios que la originan, sin la cancelación del pasado (Aufhebung). Pero toda tesis lleva en sí el germen de su antítesis, y así al desarrollarse esa síntesis se convierte en tesis y entra en pugna con su antítesis, produciendo nuevamente una síntesis. Este proceso "en espiral" conformaría el devenir de los procesos naturales que hemos llamado "la realidad".

Para Kierkegaard (1813-1855) en cambio, la verdadera realidad humana es el estado de tensión: no hay síntesis, no hay superación en la lucha de contrarios no excluyentes (Bréhier, pág. 692). De aceptar este esquema poco podríamos avanzar para comprender la Evolución. Se nos hace difícil pensar que un sistema pueda evolucionar en ausencia de la superación en la lucha de contrarios, pues es justamente esta idea de superación la que nos parece estar implícita en la noción que todos tenemos de lo que es "evolucionar".

Los filósofos en la actualidad sostienen una gran controversia respecto a la diferencia entre la dialéctica en Hegel y en Marx (1818-1883): Algunos piensan que mientras que para Hegel el esquema dialéctico planteado es una realidad a priori y la realidad debe ajustarse a él, para Marx hay que encontrar la dialéctica en la realidad: la clave de ella está en la localización de los contrarios en pugna.

Lo cierto es que para Hegel la clave está en el desenvolvimiento del Espíritu, mientras que para Marx está en las condiciones materiales. Hegel partió de la idea metafísica del Ser para llegar al no Ser, creando un sistema filosófico que creyó completo, insuperable y por lo tanto estático. Para Hegel la dialéctica estaba en la interacción objeto-sujeto que se enfrentan; al final, en el Espíritu absoluto se descubre que todo es sujeto, es el espíritu, desapareciendo la dialéctica al no haber objetivación.

Marx estudió la Historia a través de la pugna entre contrarios dialécticos en las relaciones materiales (como p. ej. el Capital y el Trabajo en la época capitalista), que dan lugar a una superestructura política cuyo desarrollo dialéctico es la lucha de clases. En cierto momento histórico de la humanidad las relaciones económicas hacen que surjan dos clases sociales fundamentales: la dominante y la dominada (como p. ej. los dueños de los medios de producción y los que venden su fuerza de trabajo, en la etapa capitalista). Estas dos clases son contrarias

en sentido dialéctico y su antagonismo ha dado por resultado un proceso evolutivo. El trabajo de Marx, en este sentido, es creativo: de él nace la Ciencia de la Historia, pues descubre en ella un mecanismo que la explica en forma global a través de las condiciones materiales y no como lo que existía anteriormente, una mera reunión de datos descriptivos más o menos aislados, o una explicación teleológica.

En las Ciencias Naturales este enfoque, el materialismo dialéctico, ha tenido menor difusión entre los científicos occidentales. El idealismo, el empiriocriticismo, el positivismo han tenido mayor influencia en la ideología y la práctica del científico y han ocultado la visión de la Naturaleza como proceso dialéctico de la materia en movimiento (Lenin, Cap. III). Además ha habido menos aportes resonantes en este campo que en el de las Ciencias Sociales. Pero si empezamos a admitir la existencia en la realidad de contrarios dialécticos como la unidad y la diversidad, la permanencia y el cambio o, en interacción con el sujeto, la objetividad y la subjetividad, podremos enfocar nuestro quehacer, nuestra búsqueda del conocimiento, hacia la localización de los contrarios en pugna, de la encarnación de estas categorías en los casos concretos y la dinámica propia de cada caso.

Así pues, unidad y diversidad, como objetividad y subjetividad, no son parejas de contrarios excluyentes. El mundo no es diverso y subjetivo ni la unidad y objetividad son producto de nuestro esfuerzo por "com-

prender" al mundo. La realidad es objetiva y unitaria, como también es diversa y subjetiva. Objetividad y subjetividad, unidad y diversidad son contrarios dialécticos que componen al mundo; es decir, son datos primarios de la realidad.

En este punto debemos hacer un pequeño comentario. Señalamos que la forma dialéctica de ver la contradicción considera que en la realidad existen los contrarios en unidad, es decir, que los contrarios no son excluyentes y la realidad se conforma con sus pugnas dialécticas. Para comprenderlas el hombre debería utilizar una herramienta adecuada a esta dialéctica; pero la interacción entre datos reales y mente humana incluye a ésta, y también hemos indicado que a nivel de la razón humana es válida la forma analítica de la contradicción. Mucha gente piensa que el adoptar la posición dialéctica de inmediato invalida a la formal. Pero de hecho tanto la lógica formal como la dialéctica son herramientas de que dispone la mente del hombre para intentar conocer el universo. Cuando seccionamos para comprender utilizamos la herramienta formal en esa porción como vía para aproximarnos al entendimiento. El error positivista es creer que logramos el conocimiento, tanto del todo como de sus partes, a través del uso de la herramienta formal y la suma de resultados. También es inexacto pensar que el uso de la herramienta dialéctica en el todo es la única forma de conducirnos al conocimiento. La interacción entre la

realidad y la mente humana debe ser dialéctica, y como tal considerar el modelo formal, hemos señalado, como aproximación. Pero a la vez dicha interacción debe ser un proceso histórico en el cual el devenir de las aproximaciones, su "espiral dialéctica", nos vaya proporcionando los datos necesarios para la herramienta dialéctica, con la cual tener una mejor visión del camino hacia el conocimiento. En este sentido la lógica formal y la dialéctica no son excluyentes: son partes de la herramienta que utiliza el hombre para alcanzar el conocimiento, a la vez que su existencia real indica que de alguna manera deben ser reflejo de realidades materiales.

¿Qué es entonces el conocimiento? En el transcurso de la historia se han desarrollado muchas teorías sobre el conocimiento. Actualmente podemos resumir en tres grandes líneas estas corrientes (Schaff, pp. 81-105).

Para la primera el conocimiento radica principalmente en el objeto. El objeto de conocimiento actúa sobre el aparato perceptivo del sujeto, que lo recibe pasivamente. El producto de este proceso, el conocimiento, es una copia del objeto que surge por la acción mecánica de uno sobre el otro. La verdad es la adecuación de la realidad: todo juicio que emita el sujeto es verdadero cuando concuerda con el objeto real. El conocimiento es el reflejo mecánico de la realidad. A esta línea pertenecen el realismo ingenuo de Aristóteles (Siglo IV A.C.) y algunos mecanicistas.

Para la segunda lo importante es el sujeto. La verdad surge de la concordancia entre las ideas dentro del sujeto, independientemente del objeto, y el conocimiento es una construcción del sujeto ateniéndose exclusivamente a las leyes de la Razón, como lo fue para los racionalistas del Siglo XVII (Descartes, Spinoza, Leibniz), que suponían una armonía preestablecida entre la conexión de las ideas y la conexión de las cosas.

Para la tercera lo central es no sólo la interacción objeto-sujeto sino el proceso de esa interacción. El conocimiento es el reflejo dialéctico de la realidad, la síntesis del antagonismo entre objeto y sujeto.

A esta última línea pertenece el marxismo. Para el marxismo el conocimiento no es un fin en sí, sino una actividad del hombre vinculada a sus necesidades prácticas. El conocimiento sirve a estas necesidades del hombre en forma más o menos directa y en relación con ellas se desarrolla constantemente. El conocimiento se fundamenta en la práctica. Pero a diferencia del pragmatismo, para el marxismo la práctica es la acción material, objetiva y transformadora que responde a intereses sociales; considerada desde un punto de vista histórico-social, la práctica no es sólo la producción de una realidad material sino constituye la creación y desarrollo incesantes de la realidad humana. Para el pragmático la práctica crea la realidad material, que es lo único que puede producir un conocimiento en el hombre; la

teoría es válida sólo si se fundamenta en la práctica y ésta, a su vez, tiene para el pragmático un sentido utilitario reduciendo la teoría a lo útil. Para el marxista, la praxis no sólo producirá una realidad material sino que en sí constituye una acción material dinámica, dependiente de la sociedad en que ocurre, responsable de la evolución de la realidad humana y por tanto del devenir social: la teoría y la práctica se fundamentan mutuamente.

Por lo tanto la Ciencia tiene para el marxista una función práctico-social: su utilidad es utilidad social. Mientras que el idealismo como teoría de conocimiento niega la práctica como criterio de verdad y con ella su función social, para el marxismo lo verdadero es útil en cuanto que sobre su base puede transformarse la realidad, y por lo tanto, la utilidad es consecuencia de la verdad (Sánchez Vázquez, pp. 173-300). Una Ciencia sin fundamento en la realidad no podrá transformarla, pues no sería verdadera y por lo tanto no podría tener consecuencias prácticas. Al mismo tiempo, sólo si hay conocimiento, fundamentándose en este criterio de la verdad como reflejo dialéctico, podremos utilizar la teoría para transformar la realidad.

En este contexto nos falta señalar el ámbito de la Ciencia para poder estudiar desde ella el problema de la unidad y diversidad de lo vivo.

"Los que están despiertos tienen un solo mundo en común; los que duermen se vuelven cada uno a su mundo particular" (Heráclito 95 en Gaos).

Si como refiere Heráclito los hombres de Ciencia, los hombres despiertos, conocen la Unidad, entonces la Ciencia no puede pretender "encontrar" esa unidad que es evidente, ya que si hay unidad en lo real no es porque así percibamos ni como producto de la razón. La Ciencia no puede pretender la construcción de la Unidad. "Lo que es tema de teoría, u objeto de la investigación científica, es la fórmula precisa de esta unidad. La unidad se percibe; lo que no se percibe es su clave" (Nicol, p. 476). Las proposiciones que hace el científico, las hipótesis teóricas, cambian históricamente, siguen el progreso del conocimiento; pero es la evidencia de la unidad y no el dato aislado de la diversidad la que impele al hombre despierto a investigar, a buscar la clave de esa Unidad de lo real. La Ciencia busca, entonces, la clave no percibida de la unidad de lo real: el reflejo objetivo de ella. Esta búsqueda, realizada siempre a través del antagonismo entre objetividad y su contrario, entre unidad y el suyo, es lo que conforma el conocimiento científico.

Y esta clave, la conciliación de unidad y diversidad de lo vivo (Savage, p. 11), ha dado al hombre una síntesis, un conocimiento científico de la vida que ha llamado Evolución. Por ello, dependiendo siempre del acervo histórico de sus conocimientos, el hombre ha formulado diversas hipótesis sobre la evolución biológica en la búsqueda de la clave de la unidad de lo vivo.

Capítulo 2

ALGUNOS CONCEPTOS ALREDEDOR DE LA EVOLUCION BIOLOGICA

Por la misma forma en que percibimos los datos del mundo biológico podemos darnos cuenta de la presencia de unidad y diversidad en lo vivo. Decíamos que una simple observación nos enseña que no existen dos árboles idénticos entre sí, pero también la observación sistemática de muchos árboles nos lleva a la comprensión de que la similitud morfológica, ecológica, fisiológica, etc., tiene una profunda raíz material. Al observar cómo se desarrolla y reproduce un individuo el hombre puede constatar la semejanza patente en todo ser consigo mismo en su propio proceso vital de crecimiento y con sus ascendientes y descendientes. Pero al mismo tiempo puede darse cuenta de la aparición de cambios que hacen que esa similitud jamás sea identidad. Es por éso que parece lógico pensar que los cambios ocurren en primer lugar a nivel del individuo, que son ontogenéticos. Sabemos que todo ser vivo se compone de células y que cada célula presenta una cierta actividad enzimática como característica distintiva de su tipo y función. Por ello, en términos generales el individuo estará caracterizado en parte por la suma o más bien el efecto total de todas las actividades enzimáticas que a su vez se deben a diferencias en la estructura química del ADN. Pero así como la diferencia es debida ontogenéticamente a cambios en el ADN, la semejanza entre un individuo y su descendencia también radica en la

propiedad que presenta esta molécula y que ha sido llamada su "capacidad autoduplicativa".

El desarrollo reciente de la Biología molecular ha permitido aclarar muchas dudas acerca de la herencia. Haremos una exposición somera de los resultados más importantes para comprender el proceso evolutivo. Los seres vivos presentan como características esenciales la autosíntesis (o capacidad de conversión de energía), la adaptabilidad (todo tipo de respuestas de corta duración, reguladas internamente, a estímulos o cambios del medio ambiente) y la autocatálisis (o reproducción duplicativa a través de genes). El estudio de la autocatálisis, la Genética, ha llevado a las siguientes conclusiones: a) el desarrollo de los individuos está controlado por una serie de reguladores hereditarios llamados genes; b) los genes (en casi todos los organismos) se encuentran en grandes unidades llamadas cromosomas cuyo eje central es la molécula de ADN; y c) el ADN es capaz de autoduplicarse exacta y coordinadamente por medios fisicoquímicos más o menos claramente conocidos en la actualidad. (Savage, pp. 15, 16, 35).

Basándonos en la primera conclusión podríamos asegurar que la apariencia del organismo, o su fenotipo, dependerá de la combinación real de su material genético, o genotipo (Savage, pp. 35, 45). La tercera conclusión nos indicaría que el genotipo es conservado al reproducirse los individuos y, por tanto, también el fenotipo, independientemente de

los factores externos. De esta manera la Unidad de lo vivo estaría originada en esta capacidad del ADN y sería estática, independiente de las interacciones entre fenotipo y genotipo, pues sólo variaciones genéticas podrían cambiar al organismo. Desde mediados del siglo pasado se sabía que ésto no es ley en la Naturaleza. Es decir, a nivel ontogénico la reproducción del individuo presenta un resultado dicotómico: autoduplicación o variación, ambas como resultado de propiedades internas del ADN, independientes del medio externo. Evidentemente estos resultados de la herencia a nivel molecular son una realidad objetiva, pero insuficientes para producir el proceso evolutivo, por lo que debemos incluir otros datos.

En primer lugar debemos reconocer que el nivel ontogénico es incapaz de explicar el fenómeno evolutivo tal como lo conocemos: la dicotomía señalada nos conduce a pensar en una unidad estática, por un lado, y un panorama de diversidad caótica por otro. Una unidad estática no puede conciliarse con la existencia de diversidad, y en una diversidad caótica no podría reconocerse la unidad. Y desde luego ni la unidad estática ni la diversidad caótica son datos que percibamos en la Naturaleza, sino todo lo contrario. Como resultado debemos admitir que el nivel ontogénico es inadecuado para observar la evolución, por lo que debemos buscar la expresión de este fenómeno en otro nivel de organización biológica: el nivel filogenético o de grupo de organismos.

Se reconoce que los individuos se agrupan, en primer lugar, según criterios más o menos globales de similitud, en conjuntos de organismos llamados poblaciones y éstas, a su vez, en especies. Una especie, en primera aproximación, es una población en la que los individuos son total o potencialmente capaces de reproducirse entre sí y, en condiciones naturales, no se reproducen con éxito con individuos de otras especies (Savage, p. 108). A esta afirmación se le llama la definición biológica de especie o bien especie biológica. Sin embargo, esta definición no escapa de presentar problemas; algunos autores (Cain, pp. 133, 94, 105) indican acertadamente que se aplica sólo a especies con reproducción sexual verdadera. Ya que multitud de organismos no presentan este tipo de reproducción, se requieren otras definiciones de especie. Según la definición pragmática (aprobada por Darwin) una especie lo es realmente si un taxonomista competente así lo dice (Cain, p. 54). Desde luego descartaremos esta definición porque no nos permitiría avanzar en el conocimiento de la evolución y en el desarrollo de una verdadera taxonomía. Existen también definiciones de especie morfológica, la agamospecie y la paleoespecie, entre otras.

Las morfoespecies se fundamentan en comparaciones meramente morfológicas. Es decir, utilizamos las diferencias entre fenotipos para clasificar, como cuando decidimos que un perro pastor es un perro y no un gato. Desde luego el criterio morfológico indica diferencia genética,

puesto que el fenotipo resulta en parte del genotipo, pero no es un criterio absoluto ya que entre buenas especies puede existir cualquier grado de diferencia morfológica o incluso ninguna, como ocurre entre muchas especies de aves (Cain, p. 89). Así mismo dentro de una misma especie siempre hay variaciones entre individuos que no nos permiten utilizar una característica morfológica determinada como factor determinante de la especie, e incluso en un mismo individuo puede darse esta variación. Por ejemplo, el macho de una especie A puede ser morfológicamente más parecido al de otra especie B que lo que se parece a la hembra de su propia especie; o bien un insecto de la especie C puede ser más semejante a uno de otra especie D que lo que era en estado larvario al compararlo consigo mismo, es decir, al comparar oruga y adulto. Se afirma que este criterio aun es indispensable para clasificar la mayor parte del reino animal (Cain p. 78) como guía general que dista mucho de ser infalible (Cain, p. 105).

La especie biológica representó un gran avance sobre la morfoespecie. Sin embargo, como se indicó anteriormente, no puede aplicarse a organismos con reproducción por entero asexual o que utilicen reproducción sexual sin fusión de gametos. Estos organismos sólo pueden clasificarse por su semejanza o desemejanza generales, como las morfoespecies, en lo que se conoce por agamospecies (Cain, pp. 133-134).

Las paleoespecies son especies que se intergradan formando series cronológicas. Observando los registros paleontológicos se ha intentado utilizar criterios teóricos para clasificar grupos discretos (como son

los fósiles encontrados) en una serie evolutiva continua, en la que no deben faltar "eslabones". Estas series constituyen las llamadas paleoespecies y son la expresión de ese intento por concebir cambios graduales. Por ejemplo, toda la serie en la que estarían incluidas la actual lagartija y algún reptil que fuera su antecesor constituirían una paleoespecie. La diferencia con las especies modernas es que éstas tienen un límite morfológico natural, no arbitrario, en el presente pero no en el pasado, pues son terminaciones de series evolutivas separadas (Cain, p. 132). Es decir, hay diferencias morfológicas naturales entre las neoespecies de la lagartija y el cocodrilo, pues en algún momento anterior se separaron las series de su tronco común (en el caso de que lo haya habido). Pero las diferencias morfológicas dejan de ser naturales al remontarse más aún en la paleohistoria.

Un concepto moderno de especie hace hincapié en la importancia del aislamiento reproductivo como mecanismo protector contra la destrucción de un sistema genético bien integrado, o sea, con interacción armónica entre elementos de esa especie y con el medio (Mayr, pp. 20, 170). El concepto de aislamiento trae consigo la idea de divergencia entre especies, con la que llegaremos al concepto de variación. De todas formas al hablar de aislamiento reproductivo desde luego nos referimos a biospecies (pues no tienen sentido si no hay reproducción sexual verdadera: las agamospecies siempre están aisladas entre sí). Si el aislamiento comprendiera tanto factores geográficos como genéti-

cos y estructurales (imposibilidad por separación geográfico-temporal en época fértil; porque la configuración genética del vástago es imposible o bien resulta estéril; o porque hay diferencia en la constitución física que impiden materialmente el cruzamiento) podríamos caer en problemas serios respecto a individuos que aunque clasificados como de la misma especie, presentan aislamiento reproductivo.

Si bien Linneo aceptó y proclamó la doctrina según la cual había tantas especies como las creadas al principio del mundo, esencialmente estáticas aunque con considerables variaciones individuales y difiriendo claramente unas de otras (Cain, p. 52), actualmente se reconoce, como resultado de los trabajos de Darwin, que la especie es un estado en el proceso de la evolución y su importancia reside en que es la fase del proceso evolutivo en que las poblaciones se independizan genéticamente en nuevas líneas filéticas (Cain, p. 202). La especie tiene una realidad objetiva; sin ella no sería posible la evolución (Mayr, p. 19). Ocurre sobre todo en bioespecies, que partes de una línea reconocida como especie presentan suficientes variaciones entre ellas y, más aún, con el tiempo la diferenciación se va acentuando debido a diferencias fundamentales entre ellas. Es decir, si bien el aislamiento genético es realmente atributo de la especie, el aislamiento geográfico y estructural se da en partes de la especie. Como resultado debe reconocerse que la categoría taxonómica inmediata inferior a la especie (llamada subespecie en el caso de una clara distinción geográfica (Cain, p. 75) o población en general) es la unidad evo-

lutiva (o al menos debe aceptarse que probablemente lo sea; Mayr, pp. 114-117). Debe notarse que ni los genes ni los organismos evolucionan, es decir, que las fuerzas evolutivas no actúan sobre los genes individuales o sobre los organismos, sino a través de los genes, combinaciones genéticas e individuos, sobre los grupos de organismos llamados poblaciones (Savage, p. 50). Una población en el sentido biológico será, entonces, el conjunto de todos los individuos de la misma especie que se encuentran en la misma área al mismo tiempo. En sentido evolutivo vale la pena ampliar este concepto considerando como población la combinación de todos los genes de todos los individuos de un grupo ("gene pool"; Mayr p. 20) expresados indirectamente por varios genotipos y fenotipos (Savage p. 50).

Como hemos dicho, a nivel de población el aislamiento puede ser genético (como atributo de la especie a que pertenece) o no. El aislamiento no genético, también hemos mencionado, es más un atributo de la población que de la especie, y se presenta principalmente en la forma de alopatria. Dos poblaciones son alopátricas si perteneciendo a la misma especie están separadas por barreras ecológicas, y son simpátricas si compartiendo una porción de sus rangos ecológicos están separadas por la expresión fisiológica de su diferencia genética (Savage, p. 108). Por ejemplo, entre el elefante marino del sur, cuyo habitat son las aguas australes y el elefante marino de Norteamérica occidental se interponen

4 800 kms. de mar tropical, por lo que no pueden tener intercambio genético: son poblaciones alopátricas. En cambio, las poblaciones de salamandras Taricha coexisten en la costa de California, pero su comportamiento sexual es distinto y también es diferente su forma de anidar los huevos, por lo que se presenta la simpatria entre ellas.

Entre las características esenciales de los seres vivos habíamos mencionado su adaptabilidad o capacidad de adaptación al medio. En ocasiones se ha definido a la evolución como una adaptación a largo plazo, como respuesta de una población al desarrollo de sus entidades a través de una secuencia gradual de cambios (Savage, p. 12). Pero la evolución secuencial por sí misma nunca produciría poblaciones nuevas a partir de las viejas sino sólo cambios temporales. Una evolución secuencial estaría debida a secuencias de cambios graduales en las dotaciones genéticas de los individuos, y por lo tanto no habría motivo para que fuera unidireccional. La evolución podría ser un proceso reversible y este hecho choca con la idea y el conocimiento que tenemos de la evolución. Hasta donde se sabe ninguna población sufre una evolución secuencial pues todas parecen fragmentarse originando nuevas poblaciones que, al ser estudiadas durante un tiempo suficientemente grande, divergen irreversiblemente de la población que las originó (Savage, p. 60).

Desde la antigüedad, al hombre le ha preocupado, directa o indirecta-

mente, el estudio de la evolución biológica. Aunque la idea esencial aparece ya en escritos griegos de 600 a. c., durante mucho tiempo fue rechazada la existencia real de la evolución (Savage, p. 28); por ejemplo, hemos dicho anteriormente que Linneo pensaba que había tantas especies como las creadas al principio del mundo, y Luis Agassiz despreció lo que ahora nos parecen los hechos evolutivos más convincentes porque eran inconsistentes con su visión creacionista del mundo y de la armonía de la creación (Mayr, p. 3). Desde luego, podemos notar la influencia que la religión y el racionalismo tuvieron con esto.

El conocimiento en este campo recibió dos grandes impulsos durante el siglo pasado. El primero, es debido a Lamarck, cuyo principal aporte es el reconocimiento de la evolución como dato real. Sin embargo, para Lamarck la evolución era la aparición de nuevas adaptaciones al medio ambiente y la diversidad era el resultado de esa adaptación. La adaptación consistiría en la aparición de nuevas estructuras por un "deseo interno" del organismo, que se heredaban a posteriores generaciones. En el conocido ejemplo de la "jirafa de Lamarck" un ancestro de cuello corto debe adaptarse para alcanzar las ramas altas de los árboles, razón por la que el animal se "estira" alargando su cuello; este cambio se heredaría a posteriores generaciones, que gradualmente irían aumentando el tamaño de su cuello hasta llegar a la fisonomía de la jirafa actual. Entre las objeciones frecuentemente hechas a esta idea del

"deseo interno" como motor evolutivo está el conocido hecho de que muchas adaptaciones encontradas no pueden ser adquiridas y que algunas características adquiridas no pueden ser heredadas (como el sexo neutro de las abejas obreras) (Savage pp. 28-30). La visión lamarkiana de la evolución se basa en su reconocimiento como un hecho objetivo, pero está impregnada de la noción teleológica kantiana sobre el mundo.

El segundo impulso es debido a Darwin y apareció 30 años después de publicadas las ideas de Lamarck. Es muy importante a la vez que interesante el proceso de la aparición de las ideas darwinianas sobre la evolución; habiendo iniciado el viaje del Beagle con una visión similar a la de Agassiz, Darwin comenzó a pensar seriamente en la evolución solo después de hallar evidencias totalmente irreconciliables con la explicación creacionista de animales y plantas (Mayr, p. 3; ver Limoges). Darwin reconoce la evolución como un hecho, presenta datos que la demuestran y finalmente desarrolla una teoría de cómo ocurre el proceso. Los hechos son, en primer lugar, que todos los organismos vivos muestran variación; y en segundo lugar, que todos los organismos producen más descendientes que los que sobreviven. Sus conclusiones: primera, que el medio ambiente selecciona aquellos individuos mejor adaptados para sobrevivir, no llegando a reproducirse las va-

riantes menos adaptadas (y llamó a este mecanismo "selección natural"); y segunda, que las características así favorecidas por la selección pasarán a la siguiente generación (Savage, p. 30; ver Limoges).

Volviendo al ejemplo de la jirafa, según Darwin el grupo original presenta variaciones en la longitud del cuello, favoreciendo la selección a aquellos organismos con cuellos más largos (puesto que éstos, a diferencia de los demás, podrían alcanzar la comida). Este carácter favorecido pasaría a las siguientes generaciones, produciendo que haya un incremento general en la longitud del cuello aunque el grupo siga aun siendo variable. Vemos que estas ideas representan un gran avance: primero, se reconoce a la variabilidad como un hecho real y necesario para la vida, pues sin ella sería imposible "responder" al medio cambiante; y segunda, que es el propio medio el que selecciona: en el ejemplo de la jirafa, a través de la necesidad de comer y la falta de comida a baja altura. No hay teleología sino interacción con el medio. Aunque se piensa que la selección actúa a nivel individual y no de grupo.

La evolución darwiniana, sin embargo, no hace mención alguna a los mecanismos hereditarios que harían pasar los caracteres favorecidos a las siguientes generaciones, ni las causas de la variabilidad. Al iniciar este siglo se redescubrieron los trabajos de Mendel sobre herencia y muchos biólogos se sintieron inclinados a desechar el darwinismo por no contemplar entre sus suposiciones los resultados fundamentales de

la teoría de la herencia. Hacia la tercera década del siglo surgieron quienes se dieron cuenta que la teoría molecular de la herencia y el darwinismo se complementaban, apareciendo así el neodarwinismo. Básicamente para el neodarwinismo la evolución se explica en términos de tres propiedades: multiplicación (toda población tiende a incrementar en número), herencia ("lo semejante engendra lo semejante", resultado ontogénico de la autocatálisis) y variación (diferencias "ocasionales" entre individuo y antecesores). Por aptitud los neodarwinistas entienden simplemente la probabilidad de supervivencia y reproducción. Dada una entidad biológica con estas tres propiedades sus variantes de mayor aptitud remplazará a sus antecesores menos aptos; de acuerdo con el neodarwinismo este remplazamiento constituye la evolución (J. Maynard Smith en Wadington, pp. 295-297).

Habíamos señalado que toda evolución biológica presupone la existencia de una diversidad poblacional. Según el principio de Hardy-Weinberg es característica poblacional la conservación hereditaria del genotipo, por lo que en ausencia de otros factores la frecuencia de genes y genotipos sería constante en la población generación tras generación; esto se conoce como equilibrio genético. Los mecanismos de herencia biológica operan para producir equilibrio genético; pero en la Naturaleza el equilibrio es muy extraño (si acaso existe) entre las poblaciones: parece ser la excepción donde la evolución es la regla (Savage, pp. 51, 57, 58, 62).

Se reconocen actualmente tres fuerzas evolutivas primarias: la variación, la selección natural y la deriva genética.

La variación puede presentarse en forma de mutación o recombinación. La mutación (genética o cromosómica) básicamente consiste en la aparición de una nueva expresión genética mediante cambios espontáneos en la organización química del gene, que se duplica y pasa a otras generaciones. La mutación se reconoce como un fenómeno universal de la vida. Hay mutaciones reversibles y las mutaciones experimentales producen siempre mutantes del mismo tipo, independientemente de la forma que sea producida la mutación aunque normalmente la naturaleza del estímulo ambiental que activa el cambio químico no determina el lugar o sentido de la mutación (Savage, pp. 67-69). En el caso de la mutación cromosómica su efecto es mayor que cuando muta sólo un gene, pero sus efectos fenotípicos sólo ocasionalmente son sorprendentes (Savage, p. 72).

La recombinación es un factor importante como causa de variación. Su presencia presupone la existencia de reproducción sexual, y puede ocurrir por heterocigosis, arreglo al azar del material genético, o por entrecruzamiento (Savage, p. 74). La heterocigosis es la producción de combinaciones genéticas que contienen dos alelos del mismo gene en el mismo individuo; sin heterocigosis sería imposible la variación en una población asexual. El entrecruzamiento es la mezcla de un alelo con una serie de genes no relacionados con él anteriormente; ocurre durante la

meiosis y, por tanto, sólo en poblaciones sexuadas. La mutación proporciona la fuente de la variación; la recombinación suministra un agente efectivo para su difusión en la población (Savage, p. 79).

La selección natural, como habíamos visto, es el efecto total del ambiente sobre la reproducción de las combinaciones genéticas. No produce el cambio genético sino, una vez dado éste, actúa favoreciendo unos genes sobre otros, aquéllos que aseguran el más alto nivel de eficiencia adaptativa entre población y medio ambiente (Savage, pp.83,143). Debemos notar que actualmente ya no se ve a la selección natural como un fenómeno de "todo-o-nada" actuando en cada organismo, sino que sus efectos sólo pueden ser observados en toda una población: la selección es más bien un concepto estadístico (Mayr, p. 5).

La deriva genética o efecto de Sewall Wright consiste en fluctuaciones genéticas al azar, aun cuando las condiciones ambientales sean constantes. En poblaciones pequeñas el reducido número de individuos hace que aumente la probabilidad de que las proporciones desbalanceadas de algunos genes pasen a la próxima generación, conduciendo en último término a la pérdida o fijación de algún gene en especial. Se sabe que la deriva no es direccional y por lo tanto puede ser reversible (Savage, p. 94), por lo que no podemos considerarla en primera aproximación como un factor fundamental del proceso evolutivo tanto por la irrever-

sibilidad de éste como porque la deriva tiene efectos observables casi exclusivamente en poblaciones muy pequeñas.

En general, deriva y selección contribuyen al efecto de la variación modificando y amplificando el efecto de la mutación genética, y tienden a operar reduciendo la variabilidad poblacional (Savage, p. 125).

Vemos entonces que al dato de la conservación del fenotipo debemos agregar otro hecho objetivo: la acción de las fuerzas evolutivas primarias sobre las poblaciones. Sin la variación habíamos señalado que los resultados de la herencia a nivel molecular nos predicen la estaticidad de las especies en la que creía Linneo; pero esta estaticidad traería consigo inevitablemente la extinción por razones adaptativas, pues también es un hecho que el medio ambiente evoluciona. Entonces la variación debe ser otro atributo real de los conjuntos de organismos; pero la variación sin conservación fenotípica es también insuficiente. Variación y herencia son propiedades reales, objetivas y materiales de toda población.

Es decir, sin variación o sin conservación no existiría la vida. Esta es esencialmente evolución, como producto de la dialéctica entre la unidad y la diversidad, propiedades que caracterizan la vida. La clave de los procesos evolutivos está justamente en la expresión de este antagonismo, sus leyes y su regulación.

Otro punto medular es la importancia evolutiva del sexo, comenzando porque definir qué constituye un grupo genético o especie entre organismos asexuales es todavía un verdadero problema biológico (Savage, p. 74). Hemos visto la importancia del entrecruzamiento para la evolución; éste no ocurre en reproducción asexual. El sexo no es esencial para la reproducción de los individuos: es un lujo. Pero asegura un gran potencial para la evolución (Savage, p. 74): proporciona el medio para producir una variación genética constante sin causar la destrucción del intrincadísimo y complejo sistema de procesos que es un organismo vivo (Cain, p. 113). En una población asexual toda la descendencia de un solo organismo en el cual ocurriese una mutación sería heterocigótica; esto se debe a que en una población homocigótica el efecto de una mutación (no perjudicial) sobre la población sería pequeño, la siguiente generación estaría en equilibrio; sin heterocigosis no habría evolución (Savage, p. 77). Por lo tanto, no se puede aceptar que la evolución en un organismo asexual dependa de la sucesión de mutaciones en una línea de producción, ni que este efecto se acumule aumentando la probabilidad de supervivencia de la línea; hay un factor ausente, y éste es la recombinación genética, intrínseco en la química inicial de la vida (Fraser). La evolución de una especie asexuada deberá estar influida por mutación y deriva más que por selección ya que toda la descendencia de un individuo tendrá su mismo genotipo. En suma: las agamospecies pueden considerarse en su mayor parte extrañas a la principal corriente evolutiva: se cree que su

éxito pasajero puede ser muy grande, pero sólo será pasajero (Savage, p. 131).

Sobre las causas de la aparición de mutaciones en la Naturaleza hay gran controversia. Mientras algunos autores han supuesto que se debe a causas fortuitas por completo, como lo hizo Darwin, otros piensan que no es tan azarosa su aparición. Por ejemplo, J. Maynard Smith (en Waddington, p. 298) señala al respecto que la mayor parte de las veces las mutaciones provocan disminución de la aptitud, pues de lo contrario la evolución podría prescindir de la selección natural; y que si debido a que el desarrollo ocurre en un medio ambiente modificado, apareciera un fenotipo variante, esta variación no se traduciría en cambios del genotipo que preservaran al nuevo fenotipo (lo que llama "el dogma weissmanniano" de que "caracteres adquiridos no se heredan"): la aparente aleatoriedad de las mutaciones tendría su origen en el hecho de que genotipo y fenotipo se encuentran relacionados a través de un código arbitrario. Esto implicaría que los cambios en genotipo siempre estarían relacionados de manera fortuita con las experiencias cambiantes del fenotipo y que los cambios del fenotipo nunca ocurren en ausencia de cambios en el genotipo. Se ha señalado correctamente (Bohm en Waddington, pp. 306-307; Waddington, p. 311) que al suponer este carácter azaroso se está eliminando la selección fenotípica y la evolución epigenética, para la cual el neodarwinismo no ofrece explicación consistente alguna (Bohm en Waddington, p. 321). Se entiende por epigénesis a la suma de interacciones de

los factores genéticos durante el proceso de desarrollo del individuo (Mayr, p. 416); es decir, una vez que el material genético está dispuesto en su estado inicial en el momento de la aparición del individuo, su desarrollo posterior conlleva una serie de interacciones del fenotipo con el medio ambiente y con el propio genotipo, que influyen conformando la dirección observada del desarrollo del individuo más allá de los "planes" que el genotipo "planteó" inicialmente. El sistema total en desarrollo, la totalidad de las interacciones entre genes que dan por resultado el fenotipo observado, es llamado por Mayr el "epigenotipo" (p. 416). Esto viene a apoyar la idea que rechaza al fenotipo como el modo que tiene el genotipo de asegurar más genotipos (Maynard Smith en Waddington, p. 298) puesto que esto es presuponer que la selección actúa sobre genotipos, cuando realmente lo hace sobre fenotipos (Bohm en Waddington, p. 311): sabemos que cuando las diferencias genéticas no son expresadas en el fenotipo, son inaccesibles a la selección y por tanto irrelevantes para la evolución. Ya que la adaptación está determinada por el fenotipo, los procesos de desarrollo que configuran al fenotipo (es decir, los procesos epigenéticos) tienen una extraordinaria relevancia evolutiva. Por lo tanto, toda mejoría en el epigenotipo contribuirá a la adaptación (Mayr, p. 108). En resumen, se ha pensado que suponer un carácter totalmente aleatorio a la aparición de mutaciones implicaría una relación fortuita entre la experiencia fenotípica y el genotipo, con lo que negaríamos toda posibilidad de epigenésis. Reciente-

mente (Allen) se han desarrollado modelos en los que las mutaciones tienen sus causas en la ecología. Según este autor ningún ecosistema natural evoluciona en forma darwiniana si suponemos sólo mutaciones al azar, sino que éstas deben ocurrir en forma dinámica y dependiente de las relaciones ecológicas presentes si deseamos reproducir la dinámica poblacional observada.

Hasta el momento hemos hablado de la forma en que se manifiestan los procesos evolutivos a nivel de población. Esta interacción de las fuerzas evolutivas primarias produciendo cambios adaptativos, neutros o no adaptativos en las combinaciones genéticas se conoce con el nombre de microevolución (Savage, pp. 64,101). Hemos mencionado que la unidad microevolutiva básica la constituye la población. Esta afirmación implica que entendemos por evolución biológica la que se da a nivel filogenético y no la ontogenia: ni los genotipos ni los individuos evolucionan, sino que la evolución podrá observarse por encima del nivel de población. Los procesos evolutivos poblacionales estarían impulsados por el principio de Hardy-Weinberg y por las fuerzas evolutivas elementales. Hemos mencionado que la regulación de estas fuerzas está debida al medio ambiente, o más bien que ellas son en gran parte una manifestación de éste. Necesitamos, pues, incluir los efectos ecológicos sobre una población para poder entender su evolución. Como afirma J. Maynard Smith (en Waddington, p. 304), se necesita una teoría de permanencia ecológica, que nos indique las relaciones que deben existir entre las poblaciones para

que todas sobrevivan, sea en equilibrio estable o en ciclo límite; en la que los efectos de cada especie sobre su propia reproducción y la de las demás sean aproximada y aparentemente constantes al medirlos en tiempos ecológicos, pero que vistas en una escala de tiempos evolutivos, su variación indujera una ecología evolutiva.

Así un ecosistema permanente podría evolucionar hacia otro no permanente, pudiendo reproducir los patrones evolutivos básicos (ver p. ej. Allen, donde el modelo ecológico de depredador-presa aunado a mutaciones dependientes de la dinámica del modelo da como resultado una evolución para este sistema; o ver Armstrong y Gilpin, para el caso del modelo ecológico de competencia). El comportamiento de cada individuo (Bohm en Waddington, p. 308) se deberá en parte a su constitución genética en cuanto a que ésta define la gama de posibles comportamientos; el comportamiento o fenotipo real dependerá del medio ambiente total, del proceso epigenético.

Este punto de vista, el que comprende la aseveración de que la evolución biológica está basada en la microevolución dependiente de los cambios ecológicos, ha sido seguida por muchos biólogos y se conoce como la visión de la ecología evolutiva. Resumiendo, para los ecólogos-evolucionistas la evolución se explica al observar los procesos microevolutivos en un lapso de tiempo "suficientemente grande". Es decir, los efectos ecológicos manifiestos en las fuerzas evolutivas primarias aunados a un ecosistema "per-

manente" producen patrones evolutivos a niveles superiores al de especie. No coincidimos con este razonamiento. Consideremos, por ejemplo, a la actual lagartija y al cocodrilo. Evidentemente ambas especies son distintas para todos nosotros, pero también percibimos similitudes que nos hacen pensar en una unidad entre ellas. Esta unidad debe provenir de la historia común que han compartido ambas, a la vez que su divergencia es una manifestación de la historia particular no compartida. A la vez la evolución futura de ambas presentará similitudes y divergencias que, en definitiva, dependerán de lo común y diverso que ambas especies tienen. Es decir, para tratar el proceso evolutivo a nivel superior al de especie debemos tener en cuenta en primer lugar los componentes históricos que rodean a la especie, entre los cuales los cambios geológicos juegan un papel importante. Y la evolución geológica no está contemplada en ningún modelo ecológico, pues lo que puede decirse a nivel poblacional no afectará niveles de agrupación superiores a los que sí afectan los cambios geológicos. En segundo lugar, la unidad histórica de las especies sólo puede ser comprendida si se contemplan niveles de agrupación superiores al de especie. Algunos biólogos (entre los que podemos citar a Mayr, y a Baker y Allen P. 457) han manifestado erróneamente que las categorías taxonómicas superiores a la especie carecen de realidad material. Pretenden que la única agrupación real es la población-especie, y por lo tanto que la evolución biológica a todos los niveles no es más que una consecuencia de los procesos microevolutivos. Es muy simplista

pensar que una "suma" de microevoluciones dará como resultado un proceso evolutivo a niveles superiores, puesto que aquí ocurren procesos históricos que no pueden ser contemplados desde la óptica de la microevolución. En la Naturaleza los fenómenos cooperativos, que no pueden ser explicados a través de una simple "agregación" de sus partes, parecen ser más la regla que una excepción; es decir, en este caso la comprensión del proceso evolutivo por encima del nivel de especie no puede hacerse sólo a través de la microevolución, sino que se requiere replantear adecuadamente la forma que adquiere aquí la clave de la Unidad.

Antes de entrar en ello, vamos a exponer someramente algunas ideas sobre la evolución a nivel superior que la especie.

En primer lugar, nos enfrentamos nuevamente al problema de definir la forma de agrupar los organismos y grupos de organismos, es decir, al problema de la clasificación o taxonomía en la Biología.

El avance moderno de las disciplinas computacionales ha permitido desarrollar algoritmos llamados de clasificación automática, mediante los cuales se intenta "crear" una taxonomía en un conjunto dado de objetos, de acuerdo a criterios generales iniciales y que sea lo más independiente posible del sujeto que interviene en el proceso de clasificación de tales objetos. Pero de todas formas dichos algoritmos se basan en criterios en los cuales, inevitablemente, va incluido en mayor o menor medida el elemento subjetivo aún en la forma de nuestra particular reflexión de los hechos reales. En la Biología la clasificación automática se ha desarrollado recientemente con el nombre de taxonomía numérica (ver Sokal o Sneath y Sokal). En resumen, el primer problema en el estudio de la evolución a nivel superior

que la especie está en descubrir una taxonomía en la Naturaleza que sea el reflejo más fiel posible de la unidad histórica de las líneas filéticas.

Actualmente es común considerar dos niveles evolutivos por encima de la microevolución: la macroevolución y la megaloevolución. Si bien los biólogos reconocen que las características principales de la microevolución están bastante bien comprendidas, no ocurre así con la evolución a mayor escala.

En todo momento, el desarrollo histórico de las interacciones de los organismos con su medio ambiente define una serie de campos o zonas adaptativas.

A nivel superior que el de especie el reconocimiento de la unidad está definitivamente asociado con las características adaptativas (y por lo tanto, es absolutamente dependiente de la historia del sistema). Si pensamos, como G. Gaylord Simpson (Savage, Cap. 10), que cada organismo es un tipo adaptativo, discontinuo de otros tipos de organismos, este factor histórico también se halla presente en la evolución de las especies materiales, aunque no parece tan definitivo para comprender la microevolución como para comprender la evolución de los conjuntos de especies. En efecto, la adaptación parece jugar un papel más comprensible a largo plazo que en tiempos microevolutivos; pero afirmar que la adaptación es totalmente independiente o extraña a la evolución poblacional es a todas luces falso. Una serpiente difiere de un hombre o un girasol, y un cangrejo es diferente de un camarón; pero en este último caso reconocemos mayor unidad entre estos dos tipos adaptativos (lo que manifestamos al decir que "ambos son crustáceos"), y desde luego este reconoci-

miento ha podido hacerse justamente por las características que llamamos adaptativas.

En el caso microevolutivo las subzonas adaptativas de Gaylord Simpson se parecen mucho a los nichos ecológicos: subzonas adyacentes requieren poco cambio evolutivo para el paso de una a otra, pues las características generales adaptativas deben ser muy similares. El paso de un grupo de subzonas a otro requiere el paso a través de una zona de inestabilidad ecológica (o ambiente con fuerte selección negativa) por lo que, en primer lugar, el conjunto de organismos que lo hiciera debe tener anteriormente características adaptadas a la nueva zona, y en segundo lugar, la nueva zona no debe estar ocupada por un fuerte competidor. Así se inicia el proceso macroevolutivo o de radiación adaptativa.

Una vez adquirida la nueva forma de adaptación general, o al irrumpir en una nueva zona adaptativa, las subzonas comprendidas en ella comienzan a ser invadidas al desarrollarse nuevas formas de adaptación particulares. Es decir, se inicia el proceso de divergencia evolutiva con la aparición de adaptaciones específicas en diferentes líneas divergentes de descendencia. Esta radiación de la adaptación tiende, por un lado a crear muchas y muy diversas formas especiales a partir de una adaptación general, y por otro, a que las líneas converjan (en adaptaciones generales) con grupos lejanamente relacionados (como en el caso de los reptiles acuáticos-ictiosaurios - y los

peces). Evidentemente al especializarse cada vez más rigidamente los organismos y grupos de organismos en una zona adaptativa estrecha, se vuelven incapaces de cambiar para irrumpir en zonas mayores; ya que todas las zonas adaptativas deben, finalmente, cambiar y desaparecer, todos los grupos que están encerrados en ella están destinados a desaparecer. Es decir, la macroevolución conduce como regla a la extinción, y el registro fósil ofrece una evidencia inmutable de ello (Savage, p.150).

El paso de un grupo mayor de zonas adaptativas a otro corresponde a la aparición de nuevos planes de organización biológica, proceso que se denomina megaevolución. En tres mil millones de años de paleohistoria se han formado menos de 200 de estos planes. La irrupción del grupo de organismos dentro del grupo mayor de zonas adaptativas ocurre después de múltiples intentos de líneas divergentes del grupo ancestral; esta irrupción debe ser rápida pues de lo contrario fracasa por la extrema selección negativa. Esta nueva zona debe estar ecológicamente accesible y requiere de un tipo nuevo de adaptación general conduciendo, finalmente, a la macroevolución.

Podemos entender esquemáticamente estos procesos usando como ejemplo la evolución de los reptiles, "una de las historias mejor documentadas del registro fósil" (Savage, p. 145). La clase Reptilia apareció por primera vez en el Pensilvánico (hace 250 millones de años), con un giro megal evolutivo de desarrollo acuático a terrestre. El cambio adaptativo requirió, en primer lugar, el desarrollo de una reproducción que no necesitara el medio acuoso, tal y como ocurre con los huevos de los reptiles. Evidentemente este giro megal evolutivo es precedido por múltiples intentos de líneas divergentes, lo cual se demuestra con el hecho de que no sólo los reptiles lograron este giro, y porque algunos fósiles del grupo ancestral presentan características adaptativas hacia el medio terrestre sin haber alcanzado el éxito. Desde luego, el conjunto de nichos ecológicos que ocuparon los reptiles estaba "vacante" al momento de la irrupción.

El grupo original Anapsida, al que pertenece el subgrupo Cotylosauria (con caracteres adaptativos generales) y las Testudinatas del Pérmico reciente (tortugas con coraza, adaptativamente muy especializadas) dio lugar a otros cinco grupos. En cada uno se produjo la radiación adaptativa con el resultado de una magnífica diversidad de especies reptilianas. Los giros macroevolutivos hicieron que aparecieran formas especiales de adaptación que implicaron la ocupación de nichos ecológicos especializados, como el acuático en la clase Parapsida del Triásico y el aéreo en el orden Pterosauria del Jurásico-Cretácico. Conviene hacer notar que estas especializaciones no implican nuevos planes de organización,

sino adaptaciones especializadas a nuevos nichos; el "salto" cualitativo, o giro megaevolutivo, fue la aparición de los reptiles; lo subsecuente son procesos macroevolutivos.

Con este ejemplo podemos ver que dentro de cada grupo mencionado la macroevolución siguió a la adquisición de la entrada en una nueva zona adaptativa. En efecto, después del giro megaevolutivo que representa la aparición del grupo Anapsida, las adaptaciones generales adquiridas por las partes de este grupo las hicieron diferenciarse justamente en los cinco grupos mencionados. Dentro de cada grupo, como señalamos, la radiación produjo la divergencia evolutiva observada. Por ejemplo en el grupo Archosauri, o reptiles dominantes, están comprendidas las formas terrestres que dominaron durante el Mesozoico, los reptiles voladores y el grupo semiacuático Crocodilia, cada uno con ejemplares que muestran formas adaptativas bien específicas. El paralelismo evolutivo como resultado de adaptaciones ecológicas también puede ser ejemplificado con los reptiles: los fitosaurios del Triásico y los cocodrilos del Triásico reciente son un ejemplo de ello; las adaptaciones acuáticas comunes incluyen una gran cantidad de características fenotípicas muy similares.

Por último, la extremada especificidad adaptativa condujo a los grandes reptiles a la extinción, hecho ampliamente conocido por el registro fósil; incluso las formas actuales, como el cocodrilo, de mucho éxito en el pasado, en la actualidad se ven representadas por unas cuantas especies (21 en este caso).

Podríamos reunir todos los niveles evolutivos mencionados en dos, llamando microevolución a la que ocurre a nivel de especie y macroevolución a la que ocurre por encima de este nivel. Hemos señalado que los ecólogos-evolucionistas han estudiado el primero y al pensar en la teoría de la permanencia ecológica pretenden erróneamente que la macroevolución es una extensión de la otra. La macroevolución a su vez ha sido tratada principalmente por los paleontólogos, que en diferentes momentos han propuesto teorías evolucionistas para este nivel; sería igualmente un error pensar que alguna de estas teorías puede explicar la microevolución. Pensar que un modelo microevolutivo es suficiente para explicar también los procesos macroevolutivos, o viceversa, es tan erróneo como ignorar alguno de estos niveles y propugnar que la evolución biológica es el otro nivel. Esto es debido a que la Unidad de lo vivo adopta otra clave a nivel superior que al de especie. En este sentido han dirigido sus investigaciones los paleontólogos Raup, Gould, Shopf y Simberloff cuyo trabajo comentaremos en el siguiente capítulo. Básicamente de su trabajo se puede concluir que el proceso macroevolutivo resulta de la interacción entre tres características de las líneas filéticas: la permanencia, la extinción y la ramificación. Parecería lógico asociar estas propiedades con las características poblacionales que hemos identificado como las responsables del proceso microevolutivo. Pero pensar que unas están debidas a otras es un error puesto que la forma en que se presenta el antagonismo es muy diferente. La pugna entre paleontólogos y microevolucionistas es una pugna mal establecida: el planteamiento mismo reconoce que su árbi-

tro sería el registro fósil, pero al mismo tiempo se sabe que no puede resolverlo dado que en primer lugar es incompleto, y en segundo lugar su análisis depende de la taxonomía que se realice. Debemos aceptar que resulta equivocado plantear que el proceso evolutivo es la micro o la macroevolución; posiblemente estemos hablando de distintos aspectos de lo que entendemos por evolución. De ser así, debemos comprender, que la clave de la Unidad se presenta en forma distinta para cada uno de estos aspectos, y que el reconocimiento de la unidad entre ambas claves requiere de un conocimiento más profundo de todos los aspectos de los distintos procesos evolutivos en la Biología y, muy especialmente, contar con una taxonomía adecuada.

Considerando que la taxonomía representa un conocimiento para el hombre, debe ser resultado de la dialéctica entre objetividad y subjetividad, y por tanto no puede aceptarse que sea un hecho consumado, una colección de datos cuya validez eterna la convierta en axioma: esa misma estaticidad impediría que constituyera un conocimiento. Y este hecho es familiar para cualquier biólogo, además de haber variado (cada vez menos sustancialmente) la clasificación de grandes grupos en función del mejor conocimiento de la historia evolutiva y, en particular, del registro paleontológico, es muy común cometer errores taxonómicos a nivel de población y especie. En ocasiones se clasifican como pertenecientes a la misma especie a dos poblaciones cuyo grado de divergencia lleva, relativamente en poco tiempo, a observar un aislamiento irreversible que invalida la proposición hecha. O bien se clasifican como diferentes es-

pecies a variedades que bien estudiadas posteriormente no presentaban un aislamiento genético sustancial. Estos dos casos son muy comunes cuando se clasifican aves (ver, p. e. j., Cain, Caps. 5, 6 y 8). Esto no ocurre con la misma frecuencia, en cambio, cuando se clasifican especies en un género (donde la observación del aislamiento es definitiva) o bien a niveles superiores; para todos parece evidente que la evolución futura de los osos, por ejemplo, nunca producirá poblaciones de insectos como las moscas.

Es decir, podemos cometer errores a nivel de especie o población y además podemos darnos cuenta que el refinamiento de las técnicas taxonómicas no podrá superar este obstáculo. En cambio la posibilidad de fallar a niveles superiores de organización es cada vez menor. Y es que en nuestro proceso histórico hacia el conocimiento tomamos contacto con una serie de datos (la variedad poblacional, por ejemplo) que no nos pueden proporcionar por sí solos el conocimiento en tanto no incorporemos al elemento objetivo faltante (en este caso, la unidad). El conocimiento taxonómico (considerando como conocimiento el reflejo dialéctico, el antagonismo objetividad-subjetividad) es posible sólo cuando incorporamos dicho elemento faltante, cuya percepción, a su vez, es posible sólo cuando nos remitimos a niveles superiores de organización.

El aislamiento reproductivo es un hecho material que a nivel de especie nos sirve para clasificar. Pero al observar niveles superiores este criterio es insuficiente para lograr un criterio taxonómico. Por ejemplo, para to-

dos es evidente que la ballena, el tiburón y la serpiente marina son especies diferentes bajo este criterio de aislamiento. Pero, ¿cómo comparar a estas especies, como tales, entre sí y qué decir al momento de hacer una clasificación superior? Un impulso primero, proveniente de una mala observación, podría seguir criterios morfológicos y asociar al tiburón con la ballena suponiendo una mayor "lejanía" de la serpiente. Si nos remontamos al conocimiento histórico, sabemos que hubo un giro megaevolutivo cuando los protorreptiles invadieron la zona adaptativa terrestre; y que a esta megaevolución siguieron macroevoluciones que por líneas diferentes dieron lugar a los mamíferos y a los reptiles actuales. Entre éstos, posteriores cambios dieron lugar a los mamíferos acuáticos, como las ballenas, y a los reptiles acuáticos, como las serpientes marinas. Entre las líneas que no siguieron el giro megaevolutivo de los reptiles encontramos a los peces, y entre éstos, al tiburón. Luego entonces debemos clasificar más "ceranos" a la serpiente y a la ballena.

El criterio histórico expuesto es un conocimiento, no porque así lo supongan los paleontólogos sino porque constituye un reconocimiento de la unidad. En este caso, basta observar el tipo de respiración de estas tres especies para darnos cuenta de ello (sin que por ello afirmemos que la Unidad siempre se reconoce en esta forma, o que sólo se manifiesta así en este caso). La taxonomía, basada en criterios históricos, es un conocimiento porque es el reconocimiento, la percepción, de la unidad. Y esta percepción ha sido posible porque tales criterios históricos fueron

extraídos del gran conocimiento que llamamos Evolución que, como habíamos dicho, es el reflejo dialéctico, la percepción, de la clave de la unidad de lo vivo.

Con el conocimiento de los grandes patrones evolutivos podemos volver a enfocar el problema de la mutación. Es un hecho que existen mutaciones prohibidas en la Naturaleza. Si por ejemplo calculamos teóricamente las posibles mutaciones que pueden producirse en el genotipo de una Drosophila melanogaster (mosca de la fruta, animalito hacia el cual muestran los genetistas una afinidad especial), encontramos que este número es muchísimo mayor que el de las variantes encontradas aún en las mejores condiciones experimentales. Es decir, que de toda la posible gama de genotipos sólo una pequeña parte de ellos puede lograrse.

Esto no sería sorprendente, pues sabemos que la selección actúa en condiciones ambientales sobre los fenotipos realizados haciendo que sólo una parte de ellos pueda tener líneas de descendencia. Lo que llama la atención es que aún en condiciones de laboratorio la mayor parte de los genotipos posibles no lleguen a configurarse, y ésto es lo que hemos llamado mutaciones prohibidas. Es decir, son configuraciones genéticas que darían lugar a fenotipos adaptativamente pobres o imposibles, y que están siendo seleccionados aún antes de que el medio pueda actuar directamente sobre ellos.

Este fenómeno es sorprendente e inexplicable para el microevolucionista que niegue la influencia de la historia evolutiva sobre los sistemas

biológicos. Pero podemos entender que la experiencia evolutiva opera de manera tal que toda la gama de combinaciones epigenéticas selectivamente poco posibles estén representadas por configuraciones que, incluso molecularmente, se van haciendo poco estables, de manera que perduren las configuraciones epigenéticamente exitosas y que detectaremos como físicoquímicamente estables. Es decir, podemos pensar que la historia evolutiva de los epigenotipos tiene como efecto la fuerte estabilización de aquellas partes del genotipo esenciales para la concreción de las características fenotípicas adaptativamente fundamentales, quedando menos estables las otras partes y por tanto más "vulnerables" a los agentes mutágenos. De ahí el hecho observado de existencia de mutaciones "neutras", es decir, sin gran significancia evolutiva, fuera del alcance de la selección.

Pensamos, por ejemplo, en aquella parte de un genotipo exitoso, responsable de la sintetización de los aminoácidos esenciales para el fenotipo resultante (en una palabra, fundamentales para el desarrollo de un epigenotipo adaptativamente exitoso). Se observa que esta parte del genotipo es donde con mucha menor probabilidad ocurrirán variaciones, en tanto no haya grandes giros evolutivos. La única explicación para la gran estabilidad de esta parte del genotipo (y más generalmente, del epigenotipo) es que haya sido adquirida a través de la experiencia evolutiva del sistema biológico al que pertenece. Aquí radicaría la expresión "molecular" de la unidad, en tanto que la diversidad se expresaría en las combinaciones resultantes de mutaciones en las otras partes del epigenotipo. Si todas

sus partes tuvieran la misma probabilidad de variar en condiciones macroevolutivamente constantes, no sería posible reconocer la Unidad sobre el nivel de especie ni existirían las mutaciones prohibidas; si no hubiera partes más vulnerables a la mutación, no habría diversidad reconocible dentro de una misma línea filética.

Nunca ha sido reportado un caso de un ser humano especularmente simétrico al ser humano típico. Se conocen casos de diferencia en un sólo órgano: corazón, hígado, bazo, etc., o en partes del cuerpo las terminaciones nerviosas o la zona determinante en el cerebro. Sin embargo un cuerpo humano totalmente "al revés" tendría igual probabilidad de sobrevivir que un organismo típico; es decir, su valor adaptativo es igual al del ser humano común. El hecho de que esta variedad no haya ocurrido debe estar debida a lo siguiente. En primer lugar las mutaciones son secuenciales y no globales; es decir, para llegar a la configuración epigenética correspondiente debe sufrirse una sucesión de mutaciones. En segundo lugar existen partes del genotipo fundamentales para el éxito del epigenotipo humano, cuya variación constituye una mutación prohibida. Sólo un giro evolutivo causaría esta variación, y en ese caso tampoco se llegaría al ser humano "espejo".

Debemos concluir, por lo tanto, que la experiencia histórica del sistema en evolución conduce por un lado a la formación de partes o bloques del epigenotipo fuertemente estables, hecho en el que vemos reflejada la Unidad filética; y otras partes, menos estables, constituyen el sitio en

el que puede darse la mutación, o sea, el reflejo de la diversidad. Por otro lado la modificación del bloque estable lleva a configuraciones epigenéticas esencialmente diferentes, cuyo éxito adaptativo no ha sido probado. Por lo tanto pueden resultar mutaciones prohibidas o bien responder a grandes giros evolutivos. Las mutaciones prohibidas, cuando son evitadas lo son por la experiencia histórica del sistema; y si llegan a concretarse genética, fenotípica o epigenéticamente para después ser canceladas, llamamos a este mecanismo la selección natural. Por lo tanto, la selección es realmente una parte del mecanismo histórico que mantiene la Unidad de los epigenotipos con éxito; aquella parte que opera por factores ecológicos más que evolutivos sobre un fenotipo logrado.

Por último discutiremos un aspecto que ha sido mencionado frecuentemente al hablar de la Evolución. En su intento por definir el concepto de evolución, en muchas ocasiones algunos biólogos han caído en asignarle una dirección al proceso evolutivo (p. e. j., Maynard Smith en Waddington, pp. 297, 304; Bohm en Waddington, pp. 319, 321; Savage, p. 50) a través de conceptos como "aptitud", "supervivencia", "complejidad", etc. Al tratar con ligereza estos términos se puede caer en graves antropomorfismos, o, en el mejor de los casos, en concepciones teleológicas de la evolución. Por ejemplo, podemos señalar que fuera del contexto biológico, la idea neodarwiniana de la "supervivencia del más apto", traducida a una "lucha por la supervivencia" y caricaturizada hasta los límites en la llamada "ley de la selva" ha sido utilizada como un supuesto sustento "científico" de la validez de los conceptos de libre competencia económica,

el imperio, el dominio de la clase "instruida" sobre la "no instruida", o de una raza (evidentemente la blanca) sobre las otras, o del sexo masculino sobre el femenino, etc., interpretaciones éstas tan teleológicas como la del "Destino Manifiesto" y que llevan a la "lógica" conclusión de la superioridad del sistema capitalista (si no es que también del fascismo) como un hecho natural e inevitable.

Sabemos por lo expuesto en párrafos anteriores que una característica definitiva de la evolución es su irreversibilidad. Esto llevó a Lotka (cfr. Cap. 2) a una analogía con los procesos fisicoquímicos del Universo: para él, en la imposibilidad de estudiar todas las relaciones causales presentes, debe estudiarse el proceso evolutivo como se hace en física estadística con los procesos termodinámicos, mediante la asignación de valores probabilísticos a ciertas propiedades estadísticas. De aquí proveniría el carácter irreversible de la evolución.

Pero de aceptar esta idea de la evolución como la "entropía" del sistema, caeríamos en serios problemas al tratar de asignar un sentido biológico y material a este concepto, o bien aceptaríamos que el carácter irreversible es producto sólo de la forma en que estudiamos la evolución y no una propiedad real del proceso. La evolución es un hecho real, material y por lo tanto objetivo: no puede haber dependencia del sujeto que la estudia ni teleología en sus propiedades ni, por lo tanto, en sus concretizaciones. En la forma en que hemos expuesto el proceso evolutivo, a través de un antagonismo dialéctico, es inmediato que la irreversibilidad

proviene del **planetamiento dialéctico** entre las propiedades materiales del sistema y que, por tanto, es también un atributo real, material, de los procesos evolutivos: como todo proceso en la Naturaleza, éstos se deben a los antagonismos dialécticos internos y externos que históricamente los van conformando de manera que al considerarlos globalmente, resultan **únicos e irreversibles**.

PARTE II : EL MODELO

Capítulo 3

ANTECEDENTES

El intento por comprender los mecanismos responsables de la evolución de los organismos vivos ha atraído y atrae actualmente a gran cantidad de biólogos e investigadores afines. Como se estableció en el capítulo anterior, aunque la idea de la evolución fue esbozada ya por los antiguos griegos, el primer paso firme hacia el conocimiento científico de ella fue dado en el siglo pasado, con el reconocimiento lamarckiano de la evolución como un hecho objetivo y la idea darwiniana de la selección natural. Hemos visto cómo el desarrollo posterior de estas ideas, junto con los avances en el conocimiento del registro fósil y de los mecanismos hereditarios, han hecho reconocer que la Evolución es un atributo real tanto de los organismos vivos como de otros sistemas, así como debemos reconocer que el mecanismo de los procesos evolutivos no es igual en todos los sistemas y dentro de los organismos vivos adopta diferentes claves.

A grandes rasgos hemos definido dos niveles distintos en función del nivel taxonómico y de la escala de tiempo utilizados. Sobre microevolución se han publicado gran cantidad de trabajos, sobre todo a nivel descriptivo; muchos de estos trabajos están hechos con la precisión que permiten los conocimientos cuantitativos actuales sobre biología de poblaciones. En el terreno teórico podemos mencionar el resumen de J. Maynard Smith (en Waddington, p. 304) sobre las ideas neodarwinianas de la evolución,

incorporando la acción de la ecología variante (i.e. el enfoque de la ecología evolutiva mencionado en el capítulo anterior). Se hizo referencia también a modelos matemáticos sobre relaciones ecológicas de depredador-presa y de competencia en conjuntos aislados de poblaciones, que daban lugar a resultados que los autores decían reconocer como evolutivos (Allen; Armstrong y Gilpin). Pero debemos hacer notar que el grueso de la corriente microevolutiva pretende en primer lugar que la evolución poblacional está debida a las interacciones ecológicas entre población y medio. Estas interacciones definen el grado de adaptación de la población (término que relacionan con la presión de la selección del medio) así como la posibilidad de aparición de mutaciones; en cambio el principio de Hardy Weinberg es visto por estos biólogos axiomáticamente como una propiedad inherente a toda población existente. Todas estas "experiencias" poblacionales pueden incorporarse al genotipo, pero siempre será más importante la presión que en ese instante ejerza el medio sobre la población. Es decir, la corriente microevolutiva suele negar el factor histórico en la evolución de las poblaciones y en el desarrollo de las interacciones ecológicas. En segundo lugar, pretenden que la única categoría taxonómica objetiva es la población-especie, por lo que la evolución por encima del nivel microevolutivo no existe, o en el mejor de los casos es resultado de los mismos mecanismos que producen la evolución poblacional (ver, p. ej., Ehrlich y Holm). Como se establece en el capítulo anterior, este enfoque es inaceptable. De hecho el problema consiste en querer axiomatizar lo que no es

axiomatizable. En este caso, a partir de reglas precisas a nivel de población se quiere inducir la evolución en otro sistema, en particular en los niveles taxonómicos superiores al de especie, o viceversa. Ejemplos de ésto son el extenso trabajo de M. Williams sobre axiomatización matemática de la teoría darwiniana, y el trabajo de Lotka (Cap. 2) donde se pretende encontrar características iguales entre los sistemas físicos y biológicos en evolución, llegando a concluir que Evolución y Entropía son el mismo concepto (aunque no interpreta el significado físico y biológico de su analogía).

Desde luego, el camino hacia el conocimiento global de la evolución biológica se fundamenta en el conocimiento real que tengamos de los procesos evolutivos y sus mecanismos en los distintos niveles taxonómicos; pero habíamos asentado claramente que una simple suma no nos traería el conocimiento total, así como tampoco sirve que "extrapolemos" el conocimiento de la forma en que se da la evolución en determinado nivel, para pretender con ello conocer cómo ocurren estos procesos en otros niveles. En este error también han incurrido frecuentemente los paleontólogos, interesados principalmente en los grandes patrones de evolución biológica.

Un ejemplo de estudio paleontológico limitado al nivel macroevolutivo son los trabajos de Raup, Gould, Schopf, Simberloff y Sepkoski (v. también Kitts y Kolata). Su trabajo, aseguran, es un intento por simular la forma global de los patrones macroevolutivos a través de una "Paleontología

nomotética" (nomotético, según estos autores, en cuanto al enfoque de la historia que favorece el estudio de casos y eventos tomados como universales, con la idea de formular leyes generales) y, en particular, de un modelo que no hace referencia a ningún tipo particular de taxonomía. Estos investigadores consideran a la filogenia como un proceso de equilibrio, y utilizando procesos que en un tiempo ecológico llevan al equilibrio local en las poblaciones, intentan predecir eventos en tiempos evolutivos. Para ellos cada línea filética tiene tres características en todo momento: una probabilidad de extinguirse, de ramificarse en dos líneas filéticas y de continuar sin ramificaciones ni extinción. No tratan de aseverar que estos eventos sean azarosos sino pretenden obtener qué cantidad del "orden aparente" de los patrones verdaderos (observados) puede ser simulado sin utilizar causas determinísticas; en este aspecto señalan que el estudio está aún abierto.

Los autores mencionados enfrentan el problema de la taxonomía de la siguiente manera. En su trabajo no se hace la clasificación en especies, familias, géneros, etc., sino en simples grupos de líneas filéticas o "clades" que pueden o no llegar a la categoría superior de "taxón". El criterio utilizado para la construcción de éstos es que cada clade debe contener sólo grupos de líneas monofiléticas de cierto tamaño mínimo. Una vez constituido un taxón, éste comienza a "crecer" tanto por persistencia de las líneas que componen sus clades como por aumento del volumen de dichos clades (sea por ramificación de sus líneas o por incorpo-

ración de otras nuevas). Por construcción, la persistencia por tiempo indefinido es un evento con una probabilidad casi nula (pues implicaría el éxito de una forma adaptativa por tiempos muy grandes sin haber sufrido modificaciones sustanciales, evento que difícilmente podría ocurrir en la Naturaleza). Por tanto al crecer un taxón sus clades sufren la extinción de algunas de sus líneas (lo cual reduce el tamaño del taxón), la ramificación de otras y la incorporación de nuevas por efecto de la misma rutina taxonómica. Estos dos últimos casos implican que en cierto momento los clades del taxón comienzan a contener líneas no monofiléticas, que deben ser excluidas del mismo según las reglas establecidas, lo que impone también un tamaño máximo al taxón dependiente de persistencia y diversificación. El crecimiento de un taxón hacia este máximo (que podríamos contemplar como la saturación de una zona adaptativa) hace aumentar la posibilidad de ramificación y/o extinción para sus líneas particulares, y el decrecimiento hacia el límite elevará la probabilidad de persistencia de las líneas. Procediendo con diversas preasignaciones en las probabilidades iniciales y con una forma más o menos aleatoria de asignarlas después, estos autores han obtenido y reportado diferentes patrones "paleontológico-computacionales". Y al aplicar estos criterios de taxonomía a los árboles filéticos conocidos paleontológicamente, a diferentes niveles de clasificación, han hallado semejanzas en ciertos casos con algunas de las "corridas" totalmente hipotéticas de su modelo. Según afirma, la forma general de los árboles obtenidos en sus simulaciones

corresponde a los resultados generales que arroja su modelo cuando opera con datos paleontológicos no simulados.

La importancia de la taxonomía en el análisis de patrones evolutivos ha sido mencionada en diferentes lugares de este trabajo. Resaltaremos el hecho de que para hacer verdaderamente un buen análisis del fenómeno evolutivo a nivel superior que el de población (y muy probablemente a su nivel, ya que estamos considerando la interacción entre poblaciones, fenómeno que en mucho depende de la historia filética de cada población) es necesario hacer uso de criterios taxonómicos.

De los criterios mencionados resalta en primer lugar el utilizado por Raup et al (1973). Este es un criterio totalmente dependiente del desarrollo del sistema: un taxón lo es en tanto que no sea demasiado grande o chico, es decir, en tanto que el volumen y persistencia de las líneas que lo componen estén entre ciertos límites; en caso contrario, se modificarán las probabilidades de ramificación, persistencia y extinción de las líneas del taxón. Si llamamos al conjunto de esas probabilidades la "representación del fenómeno evolutivo", para estos autores la mutua incidencia establece una equivalencia entre esta representación y la "taxonomía". Además en este criterio taxonómico la formación de cada taxón se basa en eventos aleatorios: cada línea filética es definida como componente de un taxón determinado por una subrutina del programa utilizado que hace estas asignaciones al azar (pero una vez que la definimos dentro de un taxón dado, dicha línea pertenecerá siempre a él). Es decir que la incorporación de un grupo de líneas en un clade, o de varios clades en un taxón se

hace totalmente al azar, pues los autores consideran (creemos que erróneamente) que de todas las "posibles" taxonomías que se pueden crear, la menos subjetiva de todas es la construida por completo al azar.

Un criterio taxonómico más ecológico en tanto que depende más de eventos a este nivel (pero analizados en tiempos evolutivos) es el basado en el análisis de curvas de supervivencia y la ley de Van Valen (Raup, 1975). Según ésta, en un grupo taxonómico ecológicamente homogéneo, la extinción ocurre en una razón estocásticamente constante. Es decir, la probabilidad de extinción no aumenta ni decrece sistemáticamente durante el tiempo de "vida" de un taxón, y los taxones afines (por ocupar la misma zona adaptativa) tienen la misma probabilidad de extinción. El uso de este criterio es bastante más complicado que otros. Podría servir, por ejemplo, para probar que los taxones definidos de cierta manera son verdaderos taxones (según este criterio), o bien podría desarrollarse algún método que empezando con alguna suposición sobre la configuración taxonómica nos llevara por aproximaciones sucesivas a una clasificación adecuada.

Probablemente los criterios taxonómicos más dependientes de las relaciones ecológico-evolutivas deban hacer uso del aislamiento reproductivo a nivel de especie (Baker y Allen, p. 457); de la coincidencia o similitud de habitats (o lugar de la comunidad biótica ocupado) (ibid., p. 472); de la semejanza entre nichos ecológicos (o "papel" jugado dentro de la comuni-

dad biótica) pues entre otras cosas esto define el nivel probable de competencia (ibid, p. 472) y de resultados más generales como la hipótesis de Gause (según la cual dos especies con necesidades ecológicas similares no pueden vivir exitosamente juntas por mucho tiempo (ibid, p. 488), con el resultado general de la modificación de probabilidades de extinción, supervivencia y variación en alguna de ellas o en todas (ibid, p. 473)). En este sentido deberíamos hacer uso de alguna medida de "qué tanta" variación hay entre dos poblaciones, siempre que pudiéramos definir verdadera, objetiva e históricamente esta medida. Es obvio, sin embargo, que nos hemos referido sólo a una clasificación "moderna" entre poblaciones, sin aludir criterios históricos que permitieran hacer la verdadera taxonomía incluso a nivel de especie. En ninguno de los aspectos mencionados al principio de este párrafo es clara la influencia de la historia evolutiva de cada línea o grupo de líneas (que en este caso serían poblaciones). La taxonomía sigue siendo un problema por resolver.

Hemos venido insistiendo en la importancia de un enfoque global para emprender el proceso del conocimiento de la evolución biológica. Esto no quiere decir que se menosprecien los trabajos descriptivos y el análisis de pequeñas porciones del sistema. Al contrario, el enfoque global debe tener en cuenta los pasos dados en este sentido. Pero no puede limitarse a ellos, ni mucho menos suponer que la suma de esos datos nos llevará al conocimiento total de este proceso.

Consideramos importante en este sentido el trabajo de Raup et al mencionado. Entendemos que básicamente simulan un mecanismo para la macro evolución biológica, como reflejo del antagonismo básico entre unidad y diversidad, a través de la supervivencia, ramificación y extinción de las líneas filéticas. No es así como los autores lo han presentado, por lo que este mecanismo constituye toda una línea de investigación tanto en teoría como en su modelación. El pronto éxito que han obtenido, aun sin preguntarse a fondo de dónde proviene, es señal de que su modelo indica el probable camino a seguir. Sin embargo, sus conclusiones han sido a nuestro parecer erróneas, pues consideran que este éxito es debido a que algunas partes del mecanismo macroevolutivo ocurren al azar, sin cuestionarse el grado de incidencia que tiene la historia del sistema sobre su evolución. Al mismo tiempo reflejan esto en sus exploraciones sobre la taxonomía. Repetimos, el hecho de haber obtenido cierto éxito con su modelo nos da una pauta para el análisis del proceso evolutivo a nivel superior que el de especie; pero creemos que debe hacerse más profundo, desde el cuestionamiento de hipótesis científicas firmemente planteadas que conduzcan a resultados comparables con los obtenidos por estos paleontólogos.

El modelo desarrollado en este trabajo es un primer y pequeño intento en la búsqueda de este conocimiento global. Hemos planteado ya el marco teórico en el que creemos deben encaminarse estas investigaciones. Ex-

pondremos en lo que sigue un ejemplo de simulación de proceso microevolutivo en el que se reflejan estas consideraciones.

En todo proceso microevolutivo de la biología, un conjunto de poblaciones se desarrolla en cierto tiempo dando lugar a relaciones entre poblaciones y medio ambiente, que a su vez inciden sobre el propio desarrollo del sistema. Una de las características resultantes de este desarrollo es la aparición de nuevas poblaciones. La historia de este desarrollo se refleja directamente sobre las relaciones mencionadas y sobre la genética interna de cada población, afectando por consiguiente el desarrollo subsecuente del sistema. Todas estas causas inciden sobre el mecanismo que hemos llamado evolutivo, básicamente a través de tres propiedades de toda población:

- a) Su capacidad de reproducirse exactamente, que es un reflejo de la permanencia de la población, principio de Hardy-Weinberg o bien una manifestación del "éxito" histórico de esa forma adaptativa.
- b) La propiedad de aportar variaciones a través de la mutación (en la que erróneamente algunos genetistas nos tratan de hacer pensar como "errores" del proceso reproductivo, cuando en realidad es la manifestación del hecho positivo de la diversidad universal).
- c) La mortalidad diferencial, propiedad de todas las poblaciones y que cuantitativamente difiere de una a otra porque todas son for-

mas adaptativas diferentes en mayor o menor grado, y que refleja el concepto de selección natural darwiniana.

El hecho de que estas propiedades dependan de las relaciones entre poblaciones y con el medio ambiente hace necesario que presentemos algunos resultados de la Ecología, por lo que dedicaremos el siguiente capítulo a esta exposición. Pero debemos insistir en que no sólo las relaciones ecológicas determinan la evolución poblacional, sino es fundamental el proceso histórico a que se ven sometidas las relaciones y las mismas poblaciones como un todo.

Capítulo 4

ALGUNOS CONCEPTOS DE ECOLOGIA

Actualmente se considera (Odum, Cap. 1) que la totalidad y tipo de relaciones entre los organismos y su medio ambiente es la materia de estudio de la Ecología, ocupándose especialmente de la biología de grupos de organismos y no de los individuos. Entendemos por medio ambiente de una población no sólo el conjunto de condiciones fisicoquímicas que componen el marco geográfico que más directamente la afecta sino también incluiremos en medio ambiente la presencia de otras poblaciones con probabilidad de interactuar con ella.

Es fácil darse cuenta que estas relaciones organismos-medio ambiente no sólo dependen de los atributos intrínsecos de la población sino también de las características del medio que las rodea. Sin embargo, poco explicaría la suma de estos factores tomados separadamente. Se pueden citar muchos ejemplos de organismos biológicamente similares que situados en lugares similares desarrollan relaciones diferentes. Es decir, en primer lugar cuando queremos estudiar los procesos microevolutivos resulta importante analizar la relación población-medio. En segundo lugar, sabemos que el medio se modifica con la presencia de la población y ésta con el medio; así, cambios en la población producirán cambios en el medio, y cambios en el medio producirán cambios en las características de la población y así continuamente. Esta influencia recursiva parece ser ley de

la Naturaleza y no caso excepcional. Es claro entonces que debemos estudiar población y medio en forma indisoluble para tener un conocimiento global de lo que llamamos la Historia Natural; el propio concepto de "relación" entre ambas no sólo es variable con el tiempo, sino que está estrechamente relacionado con los procesos evolutivos.

En un sentido amplio llamaremos Ecología al conjunto de esas complejas relaciones y sus resultados, que se reflejan en todo momento en tres atributos poblacionales: su mortalidad, su reproductividad con exactitud duplicativa y su reproductividad originando organismos diferentes.

4.1 Características intrínsecas de las poblaciones.

La natalidad de una población determinada es una medida de su autocatálisis o reproductividad con exactitud duplicativa. Se cuantifica a través del número de nuevos organismos que se incorporan a la población como resultado del proceso reproductivo entre organismos ya existentes en ella. Se ha observado que toda población natural presenta una natalidad máxima cuyo valor es una constante de la población que puede ser calculada. Se llama natalidad ecológica o realizada a la medida real de la natalidad en un momento dado, que lógicamente varía con el tiempo, el volumen y composición de una población y las condiciones del medio ambiente. En todo momento la natalidad ecológica tiene como supremo a la natalidad máxima (Odum, p. 186).

La mortalidad es una medida de la disminución de la población en un lapso de tiempo dado, debida a la desaparición de organismos por el proceso de muerte biológica. Cabe aquí señalar que la muerte no es el único factor que produce disminución en una población, así como tampoco la natalidad es la única causa de su aumento; pero podríamos admitir incluir en mortalidad (en primera aproximación) factores como la migración de fracciones pequeñas del total, y otros.

Al igual que con la natalidad, existe una mortalidad mínima, constante de la población que en muy raras ocasiones (por lo general, en laboratorio) puede ser medida con exactitud. Asimismo existe una mortalidad ecológica o realizada, también variable con el tiempo, el volumen de la población y las condiciones ambientales (Odum, p. 188). En algunas poblaciones, como en las correspondientes a los llamados organismos superiores, la mortalidad es función de la edad promedio de los organismos. En la mayoría de las poblaciones naturales la longevidad media es muy inferior al tiempo fisiológico de vida, por lo que podemos afirmar que la mortalidad ecológica tiene como ínfimo a la mortalidad mínima (Odum, p. 190).

En toda población natural se ha observado que la mortalidad varía definitivamente con la edad (Lotka, pp. 110-115). Esto produce que

toda población presente una distribución por edades. En forma general podemos dividir la edad en tres rubros: pre reproductiva, reproductiva y post reproductiva (Odum, p. 195). De acuerdo a dónde se sitúa la moda de la distribución por edades en un momento determinado, podemos saber si la población está en rápida expansión (muchos jóvenes), es estable o decadente (Odum, p.194). El término "estabilidad" merece una explicación: se supone (Lotka, p. 110; Odum, p. 195) y se ha observado que la distribución real por edades de una población es variable (con lo que se justifican los términos "población joven" y "decadente", que en sí implican variabilidad en la distribución). Pero también se ha supuesto que las poblaciones tienen una distribución (que corresponde a una normal) estable, hacia la que tiende la distribución real, idea ésta fuertemente asociada con el concepto de regresión estadística, aunque según Lotka (p. 115) esta regresión sería circunstancial y no esencial para la caracterización fundamental de las poblaciones. De todas formas, en lo que sigue pensaremos que es posible dar una medida única para los valores de mortalidad y natalidad de una población en un momento dado, y que estos valores caracterizan suficientemente estas propiedades para todos los elementos de la población.

4.2 Relaciones entre poblaciones (Odum, pp. 233-259).

Al coincidir más de una población en espacio y tiempo surgen otros factores ecológicos derivados de dicha coexistencia. Las interacciones entre poblaciones pueden ser neutrales, positivas o negativas. Se dice que una interacción es neutra cuando la coexistencia no se refleja aparente y principalmente en el crecimiento y desarrollo de las poblaciones en cuestión. Desde luego, es difícil pensar en una relación totalmente neutra, pero en primera aproximación podemos considerar que los casos catalogados por los ecólogos como neutralismo y simbiosis son ejemplos de este tipo de interacciones. En el caso de interacciones negativas, la coexistencia es perjudicial para todas o alguna de las poblaciones implicadas, como ocurre en las relaciones de cohibición o inhibición competitiva mutua, la competencia por uso de recursos, el amensalismo (en el que una de las poblaciones es cohibida), el parasitismo y la depredación. Se cree que toda interacción negativa tiende a ser reducida al mínimo en favor de una simbiosis positiva, reforzando así la supervivencia. Asimismo, se sabe que en las asociaciones recién establecidas hay mayor probabilidad de desarrollar interacciones negativas. Por último, las interacciones positivas son aquéllas que favorecen el desarrollo y crecimiento de las poblaciones coexistentes. Como ejemplo tenemos el comen-

salismo (en que una población es beneficiada sin afectar a la otra), la protooperación (en que todas son beneficiadas sin ser necesaria la presencia de todas las poblaciones así relacionadas) y el mutualismo (en que se benefician todas esas poblaciones, pero no pueden subsistir si faltase alguna de ellas).

Es claro que el tipo de relación entre dos poblaciones puede y debe cambiar: una relación negativa lleva a la desaparición de alguna de las poblaciones cuando se sostiene indefinidamente, provocando que a) con la extinción desaparezca la relación, haciendo que la población superviviente desarrolle otro tipo de relaciones con otras poblaciones, b) que la población en vías de desaparición responda modificando la relación ecológica en busca de su propia supervivencia, o bien c) que la población en extinción modifique su nicho ecológico, resultando así en otra población nueva, distinta, que probablemente presente mayores posibilidades de supervivencia en ese hábitat que la que presentaba la forma anterior. Es decir, una relación negativa no puede ser sostenida indefinidamente, pues forzosamente su propio desarrollo la hace variar. Al mismo tiempo, una relación positiva llevada al extremo acabaría en una competencia por el alimento (efecto que empieza a observarse con las poblaciones humanas), es decir, en una relación negativa. Quizá lo mismo podría decirse de una relación absolutamente neutra,

además de que sabemos que no se da en la Naturaleza y que es más un ejemplo de no relación que de relación en sí, por lo que no es un factor importante para la microevolución como ejemplo de relación ecológica.

- 4.3 Crecimiento y desarrollo de las poblaciones (Odum, pp. 204, 208, 216, 230; Smith, J. M. Caps 2 y 3; Bellman y Cooke, Secs. 1.7, 1.9, 1.10).

Se ha observado que en todo ecosistema las poblaciones tienden a desarrollar algún tipo de autorregulación. Esto implica la existencia de un valor límite para el total de miembros en la población. Los factores limitantes pueden ser dependientes o no de la densidad de la población en estudio; en general son producto de las relaciones ecológicas de la población.

La existencia de fluctuaciones periódicas es también una característica observada en las poblaciones. Estas pueden ser simples cambios debidos a las estaciones del año y regidos por factores ambientales, o fluctuaciones anuales regidas por las diferencias anuales en el medio físico, o bien oscilaciones dependientes de factores intrínsecos o de las relaciones ecológicas con otras poblaciones.

Veremos aquí unos cuantos modelos de crecimiento poblacional.

Uno de los más sencillos modelos de crecimiento de una población es el que supone una reproductividad constante. Esto es, si X_n denota el tamaño de la población al tiempo n ,

$$X_{n+1} = RX_n$$

Desde luego, si suponemos también que la mortalidad M es constante, entonces con $K=R-M$ obtenemos $X_{n+1} = KX_n$ que nos da el mismo tipo de comportamiento que la ecuación anterior: si $R-M > 1$ entonces $X_n \rightarrow \infty$; si $R-M < 1$ entonces $X_n \rightarrow 0$. Este tipo de crecimiento muestra un comportamiento geométrico y es conocido como Ley de Malthus.

Otro modelo de crecimiento es el llamado de regulación retardada. En él se supone que el valor del coeficiente R dependerá del valor de la población al tiempo anterior, es decir, R es función de X_{n-1} en la ecuación $X_{n+1} = RX_n$.

La ecuación logística impone la condición de que la población tiene como valor máximo el número X_e . En la forma general $X_{n+1} = RX_n$ el coeficiente R dependerá de X_e y de X_n según la ecuación

$$R = cX_e + 1 - cX_n$$

donde c es una constante de proporcionalidad. Cuando X_n crece la población se aproxima asintóticamente a X_e (suponiendo $c \neq 0$). Si X_n es mucho menor que X_e puede ocurrir lo siguiente: a) que cX_e sea mayor que 2, y entonces se producen oscilaciones divergentes;

b) que cX_e sea menor que 1, con lo que la población llega a la densidad de equilibrio X_e sin oscilaciones; y c) si cX_e tiene un valor entre 1 y 2, habrá oscilaciones que convergen hacia el valor X_e .

Veremos dos modelos para la interacción entre poblaciones: el sistema depredador-presa o de Volterra y Lotka, y el sistema de competencia.

Para el sistema depredador-presa llamaremos X_n a la cantidad de presa al tiempo n y Y_n al número de depredadores en ese instante. Este modelo supone que el número de depredadores está limitado por la abundancia de presa y la presa lo está a una densidad límite X_e . En ausencia de depredadores, la presa crece logísticamente según la ecuación

$$X_{n+1} = (cX_e + 1 - cX_n) X_n$$

de donde el incremento en el número de presas al pasar del tiempo n al $n+1$ será $\Delta X_n = cX_e X_n - cX_n^2$.

Si cada depredador toma CX_n presas al tiempo n , y en ese momento hay Y_n depredadores, todos ellos capturarán $CX_n Y_n$ presas y por lo tanto el incremento en presas se verá disminuido por esa cantidad: $\Delta X_n = cX_e X_n - cX_n^2 - CX_n Y_n$, con c, C constantes.

Si el número de crías de cada depredador depende del número de presas obtenido, entonces $Y_{n+1} = kX_n Y_n$. Si denotamos por K la

velocidad de crecimiento de la presa cuando hay poca de ésta, en ausencia de depredadores tendremos (según la ecuación logística)

$$K - R = cX_e + 1$$

por lo que

$$\Delta X_n = (K-1)X_n - (K-1)X_n^2/X_e - cX_n Y_n$$

de donde finalmente

$$X_{n+1} = KX_n - (K-1)X_n^2/X_e - cX_n Y_n$$

Ahora, si denotamos por N la velocidad inicial de crecimiento del depredador cuando la presa está en equilibrio (o sea, $X_n = X_e$), entonces

$$N = Y_{n+1}/Y_n$$

pero $Y_{n+1} = kX_n Y_n$, por lo que $N = kX_e$ y por lo tanto

$$Y_{n+1} = NX_n Y_n / X_e$$

Llamando β al cociente $(K-1)/2N$, para diferentes valores de N y K este sistema presenta los siguientes comportamientos:

- a) oscila divergentemente si $K > 1 + 4\beta$ o si $K < 6\beta - 3$
- b) oscila convergentemente si $K < (1 + \beta)^2$ con $\beta > 1$ o si $K < 4\beta$ con $\beta < 1$
- c) oscila con amplitud constante si $K > (1 + \beta)^2$.
- d) El depredador crecería sin límite si $1 + 2\beta > K$, pero en este caso $N < 1$ y por tanto esta población se extinguiría rápida-

mente, por lo que no puede haber equilibrio en este caso.

- e) En todos los demás casos (i. e. $K > 4\beta$ y $K < (1+\beta)^2$ con $\beta < 1$) el sistema no oscila (Cfr. Maynard Smith, Cap. 2).

En el sistema de competencia se supone que ambas poblaciones tienen efectos inhibitorios en la reproductividad de la otra, como por ejemplo, si ambas poblaciones compitiesen por el mismo alimento, o en general, por parte del mismo nicho ecológico.

En este caso el modelo se plantea a través de un sistema de ecuaciones diferenciales acopladas en las que las variables X, Y representan a las dos poblaciones en competencia. Para obtener estas ecuaciones, suponemos que en ausencia de competencia el crecimiento de ambas es logístico. En su forma diferencial, la ecuación logística para cada población sería

$$dX/dt = (a - bx)x$$

$$dY/dt = (e - gy)y \quad \text{con } a, b, e, g, \text{ constantes}$$

Para cada población habrá que agregar el término inhibitorio debido a la presencia de la otra población, efecto que supondremos proporcional al tamaño de la población inhibitoria, por lo que el sistema estará descrito por la solución de

$$dX/dt = (a - bx - cy)x$$

$$dY/dt = (e - fx - gy)y \quad \text{con } a, b, c, e, f, g \text{ constantes}$$

El análisis de la solución del sistema indica que (Cfr. Maynard Smith, Cap.3) :

- a) si $a_{g > e c}$ y $a_{f > b e}$, no habrá equilibrio: la población X "vence" extinguiendo a Y.
- b) si $a_{g < e c}$ y $a_{f < b e}$ no hay equilibrio: Y "vence", extinguiendo se X.
- c) si $a_{g < e c}$ y $a_{f > b e}$ se llega a un equilibrio inestable: hay un vencedor que dependerá de las densidades de población iniciales.
- d) si $a_{g > e c}$ y $a_{f < b e}$ se llega a un equilibrio estable. Hay que notar que estas condiciones indican que el efecto inhibitorio de Y en X sería menor que en sí misma y viceversa, que el efecto inhibitorio de X en Y es menor que el propio efecto de X en X. Estas situaciones rara vez son catalogadas como de competencia por los ecólogos, pues son difícilmente detectables.

Las interacciones entre más de dos especies pueden ser descritas a través de modelos fácilmente inducidos del caso anterior. Sin embargo, estos modelos muestran una riqueza cualitativa mayor en sus resultados posibles: mientras que en dos dimensiones (dos poblaciones interactuando) podemos tener puntos de equilibrio en el espacio fase de soluciones hacia los cuales converge el sistema, de los cuales diverge o bien oscila alrededor de ellos en una tra -

vectoria cerrada o de ciclo límite (lo cual significa que en este caso, muy aproximadamente, después de cierto tiempo se repiten situaciones pasadas), en más de dos dimensiones aparece la posibilidad de oscilar alrededor de un punto de equilibrio sin completar ni tender hacia una trayectoria cerrada.

Normalmente el sistema depredador-presa es analizado para el caso de dos poblaciones. Cuando suponemos que hay n poblaciones en el sistema, éste se vuelve muy complejo. Por ejemplo, para el caso de tres especies X , Y y Z podemos tener tres situaciones generales: X depreda a Y y Z ; X y Y depredan a Z ; y la cadena: X depreda a Y mientras que Y depreda a Z . Se ha encontrado que para la cadena depredador-presa con n poblaciones existe exactamente un punto crítico alrededor del cual oscilan las dos primeras poblaciones (si no llegaron antes al equilibrio) mientras que las restantes pueden o no oscilar (aunque si lo hacen nunca completarían un ciclo, es decir, no seguirían ninguna trayectoria cerrada) (Rescigno y Jones, 1972).

Las ecuaciones correspondientes serían las siguientes:

a) X y Y depredan a Z :

$$Z_{n+1} = KZ_n - (K-1)Z_n^2/Z_e - CZ_nX_n - DZ_nY_n \text{ con } K=cZe+1$$

(o velocidad de crecimiento de la presa en ausencia de de-

predadores), y suponiendo que X toma CZ_n presas y Y toma DZ_n presas por captura. Z está logísticamente limitado a Z_e .

$$X_{n+1} = NX_n Z_n / Z_e \quad N = X_{n+1} / X_n \text{ (vel. de crecimiento de X cuando la presa está en equilibrio)}$$

$$Y_{n+1} = MY_n Z_n / Z_e \quad M = Y_{n+1} / Y_n$$

b) X depreda a Y y Y depreda a Z:

$$Z_{n+1} = KZ_n - (K-1)Z_n^2 / Z_e - CZ_n Y_n$$

$$X_{n+1} = NX_n Y_n / Y_e$$

$$Y_{n+1} = MY_n Z_n / Z_e + K' Y_n - (K'-1) Y_n^2 / Y_e - DY_n X_n$$

con K, C, D, N, M como en el caso anterior, y X_e , Y_e límites logísticos para X y Y, K' la velocidad de crecimiento de Y en ausencia de X.

c) X depreda a Y y Z:

$$X_{n+1} = MX_n Y_n / Y_e + NX_n Z_n / Z_e$$

$$Z_{n+1} = KZ_n - (K-1) Z_n^2 / Z_e - CZ_n X_n$$

$$Y_{n+1} = K' Y_n - (K'-1) Y_n^2 / Y_e - DY_n X_n$$

con K' , K, C, D, Y_e , Z_e , M, N como en el caso anterior.

Para el sistema de competencia entre tres poblaciones, se establece un sistema de tres ecuaciones diferenciales acopladas:

$$\frac{dX}{dt} = X f_1(X, Y, Z)$$

$$\frac{dY}{dt} = Y f_2(X, Y, Z)$$

$$\frac{dZ}{dt} = Z f_3(X, Y, Z)$$

donde las condiciones que deben cumplir las funciones f_i son las siguientes (análogas a las requeridas para el caso de dos competidores):

- a) todo aumento en cualquiera de las tres poblaciones produce un decremento en las razones de crecimiento de todas ellas (i.e., $\frac{\partial f_i}{\partial N} < 0 \quad \forall i, N = X, Y, Z$)
- b) si las tres poblaciones son muy pequeñas, deben crecer (i.e., $f_i(0, 0, 0) > 0 \quad \forall i$)
- c) toda población, aun cuando sea muy pequeña, no puede crecer si las otras dos llegaron a cierto tamaño (i.e., existen valores N_1, N_2 y N_3 para X, Y y Z y tres funciones $g_1(Y, Z), g_2(X, Z), g_3(X, Y)$ tales que si $g_1(N_2, N_3) = g_2(N_1, N_3) = g_3(N_1, N_2) = 0$ entonces $f_1(0, N_2, N_3) = f_2(N_1, 0, N_3) = f_3(N_1, N_2, 0) = 0$).

- d) las poblaciones están limitadas a cierto tamaño, aún si las otras dos son muy pequeñas (i.e., existen valores X_e , Y_e y Z_e tales que $f_1(X_e, 0, 0) = f_2(0, Y_e, 0) = f_3(0, 0, Z_e) = 0$).

Supondremos en analogía con el caso de dos poblaciones, que f_1 , f_2 y f_3 son funciones lineales de X , Y y Z de la forma

$$f_1 = A - BX - CY - DZ$$

$$f_2 = E - FX - GY - HZ$$

$$f_3 = I - JX - KY - LZ$$

con $A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L$ constantes cuyo valor determinaremos de manera que se cumplan las condiciones mencionadas.

4.4 Cuantificación de los modelos de crecimiento poblacional.

Los modelos mencionados siguen en general la ecuación de crecimiento $X_{n+1} = kX_n$, donde k es el coeficiente o razón de crecimiento. Haciendo $k=R+1$ obtenemos $X_{n+1} = X_n + RX_n$ (es decir,

$$\Delta X_n = RX_n). Usaremos esta otra expresión por resultar más$$

adecuada para el programa computacional utilizado, mismo que será explicado posteriormente.

A continuación se expone la forma en que serán cuantificados los modelos mencionados anteriormente.

1) Reproductividad constante.

En este caso se predijo que para valores de k mayores que la unidad, la población tiende a crecer indefinidamente; el valor de K mayor que uno implica que R sea positiva, único caso que consideraremos aquí.

2) Regulación retardada.

En este caso consideraremos que el valor de k al tiempo $n+1$ dependerá del tamaño de la población al tiempo n , es decir, $k=f(X_n)$. Hacerla dependiente de X_{n-1} costaría mucho en términos de procesador y memoria computacionales.

Se probará con dos tipos de funciones:

- a) una gaussiana de la forma $R=1-\exp[-(X_n)^2]$ para incluir un efecto de "regresión" de la población hacia un tamaño medio (debido a que en promedio R valdrá uno)
- b) una función decreciente de la forma $R=\exp(-X_n)$ para regular el tamaño poblacional de forma que poblaciones pequeñas tengan un coeficiente de crecimiento mucho mayor que las poblaciones grandes.

3) Logística.

En la ecuación logística $X_{n+1} = (cX_e + 1 - cX_n)X_n$, identificamos a R con $c(X_e - X_n)$. Haremos $X_e = 10000$. Para poblaciones en las que X_n es inicialmente pequeño y para diferentes valores de c obtendremos el siguiente cuadro:

caso	I	II	III
c	$.3 \times 10^{-4}$	0.5×10^{-4}	1.5×10^{-4}
$R+1$	$4 - 3 \times 10^{-4} X_n$	$1.5 - 0.5 \times 10^{-4} X_n$	$2.5 - 1.5 \times 10^{-4} X_n$
situación	oscilaciones divergentes	sin oscilar	oscilaciones convergentes

4) Sistema depredador-presa.

En este caso de interacción llamaremos X a la población presa y Y a la depredadora. Las ecuaciones son

$$X_{n+1} = KX_n - (K-1)X_n^2/X_e - CX_nY_n$$

$$Y_{n+1} = NX_nY_n/X_e$$

de donde $R+1 = K - (K-1)X_n/X_e - CY_n$ para la presa y

$$R+1 = NX_n/X_e \text{ para el depredador}$$

Recordemos que X_e es el límite (logístico) de X_n (en este modelo, nuevamente, $X_e = 10000$),

- K es la velocidad de crecimiento de la presa en ausencia de depredador, cuando hay poca presa,
- N es la velocidad de crecimiento del depredador cuando $X_n = X_e$ (es decir, cuando la presa está en equilibrio),
- C es una constante: CX_n es el número de presas tomadas por cada depredador en cada caza, y depende obviamente del tipo de población. Lo haremos igual a 1.

Dando valores a las constantes obtenemos el siguiente cuadro:

caso	K	N	β	situación	resultado esperado
I	1.5	2	0.125	$K > (1+\beta)^2$	oscilaciones con amplitud constante
II	2	3	0.166	$K > 1+4\beta$	oscilaciones divergentes
III	2.5	1	0.75	$K < 4\beta$ y $\beta < 1$	oscilaciones convergentes
IV	1.5	1	0.25	$K > 4\beta$, $\beta < \frac{1}{2}$ y $K < (1+\beta)^2$	no hay oscilaciones
V	2	0.5	1	$1+2\beta > K$ y $N < 1$	extinción del depredador

- 5) Sistema de competencia. Las ecuaciones que describen a este sistema son:

$$dX/dt = (a-bX-cY)X$$

$$dY/dt = (e-fX-gY)Y$$

Aproximando burdamente dX/dt por $\Delta X/\Delta t$ (y similarmente para dY/dt), y recordando que $\Delta t=1$, obtenemos

$$\Delta X_n = (a - bX_n - cY_n)X_n$$

$$\Delta Y_n = (e - fX_n - gY_n)Y_n$$

de donde podemos reconocer directamente

$$R = a - bX_n - cY_n \text{ para la población X y}$$

$$R = e - fX_n - gY_n \text{ para la población Y.}$$

Dando valores a las constantes formaremos el siguiente cuadro:

caso	I	II	III
a	2	1	1
b	1	1	1
c	1	1	2
e	1	2	1
f	1	1	2
g	1	1	1
situación	ag > ec y af > be	ag < ec y af < be	ag < ec y af > be
resultado esperado	X vence Y se ex- tingue	Y vence X se ex- tingue	equilibrio inestable

6) Sistema depredador-presa para tres poblaciones.

a) X y Y depredan a Z;

para X, $R+1 = NZ_n/Z_e$

para Y, $R+1 = MZ_n/Z_e$

para Z, $R+1 = K-(K-1)Z_n/Z_e - CX_n - DY_n$

tomaremos $C=D=1$ y $Z_e = 10\ 000$; recordando que $K=cZ_e+1$ y que M y N son las velocidades de crecimiento de los depredadores cuando la presa está en equilibrio, formaremos los siguientes casos:

Caso	K	N	M	Situación
I	1.5	2	2	los depredadores aumentan en igual razón y más rápidamente que la presa, la cual en ausencia de ellos debía llegar a Z_e sin oscilar
II	1.5	2	1	Uno de los depredadores aumenta más rápidamente que el otro
III	2.5	2	2	la presa aumenta más rápidamente que los depredadores y en ausencia de éstos llegaría a Z_e con oscilaciones convergentes
IV	2.5	2	1	la presa aumenta rápidamente, con uno de los depredadores creciendo más que el otro.

b) Cadena depredador-presa. X depreda a Y, Y depreda a Z:

para X, $R+1 = NY_n/Y_e$

para Y, $R+1 = MZ_n/Z_e + K' - (K'-1)Y_n/Y_e - DX_n$

para Z, $R+1 = K-(K-1)Z_n/Z_e - CY_n$

Nuevamente $C = D = 1$ y $Y_e = Z_e = 10\,000$. Consideraremos los siguientes casos:

Caso	K	K'	N	M	Situación
I	1.5	1.5	2	2	La velocidad de crecimiento de X a máxima Y es igual a la que tendría Y a máxima Z, mientras que en ausencia de depredación las presas llegarían a su límite logístico sin oscilar.
II	2.5	1.5	2	2	Z llegaría a Z_e con oscilaciones convergentes.
III	2.5	1.5	1	2	Además, X crece más lentamente (por lo que Y crecería más rápidamente depredando a Z).
IV	2.5	2.5	2	2	Ambas presas con oscilaciones convergentes en ausencia de depredación.
V	1.5	2.5	2	1	Z no oscila; en ausencia de X, Y oscilaría convergentemente pero crece más lento que X.
VI	1.5	2.5	2	2	Ambos depredadores crecen igualmente rápido.

c) X depreda a Y y Z:

$$\text{para X, } R+1 = MY_n/Y_e + NZ_n/Z_e$$

$$\text{para Y, } R+1 = K' - (K' - 1)Y_n/Y_e - DX_n$$

$$\text{para Z, } R+1 = K - (K - 1)Z_n/Z_e - CX_n$$

También haremos $C = D = 1$, $Z_e = Y_e = 10\,000$

Caso	K	K'	N	M	Situación
I	1.5	1.5	2	2	Ambas presas llegarían a su límite sin oscilar en ausencia del depredador, y éste las depreda con igual afinidad
II	1.5	1.5	1	2	El depredador tiene un crecimiento más favorecido por una de las presas
III	1.5	2.5	1	2	La presa que más favorece al depredador oscilaría convergentemente hacia su límite
IV	2.5	1.5	1	2	Caso contrario al anterior
V	2.5	2.5	2	2	Ambas presas oscilarían favoreciendo igual manera el crecimiento del depredador.

7) Sistema de competencia en tres poblaciones.

Para que el sistema de ecuaciones

$$\frac{dX}{dt} = X (A - BX - CY - DZ)$$

$$\frac{dY}{dt} = Y (E - FX - GY - HZ)$$

$$\frac{dZ}{dt} = Z (I - JX - KY - LZ)$$

cumpla con las condiciones señaladas anteriormente, es necesario que:

- a) todas las constantes involucradas sean positivas
- b) si tomamos X_e , Y_e , Z_e iguales a 10 000, entonces
 $A = 10\ 000 B$, $E = 10\ 000 G$, $I = 10\ 000 L$
- c) si tomamos N_1 , N_2 , N_3 iguales a 1 000, entonces

$$A - 1000C - 1000D = 0$$

$$E - 1000F - 1000H = 0$$

$$I - 1000J - 1000K = 0$$

d) para que el efecto del aumento de las poblaciones sea disminuir las velocidades de crecimiento, debe cumplirse que $\frac{df_i}{dN_j} < 0 \quad \forall i, N_j = X, Y, Z, \text{ i.e.}$

$$-B < 0, -C < 0, -D < 0, -F < 0, -G < 0, -H < 0$$

$$-J < 0, -K < 0, -L < 0$$

lo cual es congruente con lo establecido en (a).

Aproximando la derivada por la diferencia finita, igual que para el caso de dos poblaciones, obtendremos

$$R = A - BX_n - CY_n - DZ_n \quad \text{para la población X}$$

$$R = E - FX_n - GY_n - HZ_n \quad \text{para la población Y}$$

$$R = I - JX_n - KY_n - LZ_n \quad \text{para la población Z}$$

tomando $C=D=F=H=K=J=1$, entonces $A=E=I=2000$ y $B=G=L=0.2$, por lo que

$$R = 2000 - 0.2 X_n - (Y_n + Z_n) \quad \text{para la población X}$$

$$R = 2000 - 0.2 Y_n - (X_n + Z_n) \quad \text{para la población Y}$$

$$R = 2000 - 0.2 Z_n - (X_n + Y_n) \quad \text{para la población Z}$$

4.5 Unas palabras sobre mortalidad y mutación.

La mayoría de los autores consultados reportan los modelos descritos como de desarrollo poblacional. Es decir, consideran incluidos en ellos los fenómenos de natalidad y mortalidad (y en algunos casos, las pequeñas migraciones) en sentido demográfico o ecológico, o sea, observados en tiempos no evolutivos.

Nosotros hemos utilizado estos modelos para obtener sólo el crecimiento de las poblaciones. En nuestro coeficiente R incluimos los efectos del desarrollo ecológico de una población, esto es, los fenómenos de natalidad y mortalidad tomados exclusivamente en sentido demográfico, tal como lo son en los modelos expuestos. Lo hacemos así para considerar como mortalidad otro efecto que no sólo es ecológico sino evolutivo. En mortalidad incluimos principalmente la desaparición de individuos de una población por presión de la selección natural. Es obvio que aún dos poblaciones que crecieran en cierto lapso de tiempo siguiendo el mismo modelo, incluso cuantitativamente, podrían representar formas adaptativas diferentes, por lo que la selección actuará en forma distinta para cada una de ellas.

Lo mismo puede decirse de la mutación, en tanto que no tiene por qué ser igual para poblaciones con similar crecimiento. En el fondo

esto implica que el modelo de crecimiento y desarrollo no puede ser igual en tiempos evolutivos (cualitativa ni cuantitativamente) para formas adaptativas diferentes. Es decir, creemos que sólo formas adaptativas básicamente iguales son capaces de seguir el mismo modelo de crecimiento y desarrollo en todo tiempo: puesto que éste depende de la historia y la ecología en la que está inmersa dicha forma, la coincidencia de estos factores por períodos evolutivos de tiempo implica que las características de tales zonas adaptativas son iguales, y esto evolutivamente significa que hablamos de la misma zona.

En nuestro modelo microevolutivo haremos esta distinción a través de diferentes valores para la mortalidad y mutación poblacionales.

Capítulo 5

EXPOSICION DEL MODELO. ALGUNAS PRUEBAS

Como se mencionó en el Capítulo 3, este modelo considera un sistema microevolutivo compuesto por un conjunto de poblaciones, cada una de las cuales presenta en todo momento, como característica cualitativa de todas ellas y cuantitativamente distintas para cada población, tres propiedades que se manifiestan a nivel individual: la reproducción exacta, con la aparición de mutantes y la mortalidad como reflejo de la selección del medio.

Debemos señalar en este punto que el objetivo de este modelo no puede ser la representación exacta del proceso microevolutivo ni el de predecir cuantitativamente el comportamiento de un sistema biológico en evolución. Creemos que el conocimiento de los procesos evolutivos requiere fundamentalmente un enfoque cualitativo global al que bien pueden ayudar las representaciones esquemáticas, de porciones del sistema, como el modelo que será expuesto en este capítulo.

El modelo propuesto considera un conjunto de "etiquetas" posibles (que podrían ser genotipos, sin que sea necesaria esta restricción), representativa cada una de ellas de una población distinta. Cada etiqueta consiste en una cadena de unos y ceros. Se consideran de igual longitud todas; es

decir, si las etiquetas tienen una longitud de n caracteres binarios, se pueden formar 2^n de ellas diferentes. En el caso presentado se tomó n igual a 10, por lo que nuestro sistema se compone de 1024 poblaciones posibles, distinguibles entre sí por la etiqueta; es natural ver a cada una de éstas como un número en base 2, que nos servirá para nombrarla. De las 1024 poblaciones posibles, en el momento inicial sólo hay pobladores en pocas de ellas; es decir, inicialmente están presentes unas cuantas poblaciones y todas las demás posibles "etiquetas" están vacías (sin pobladores).

Cada instante de tiempo corresponderá al paso de una generación en el sentido ecológico. Una nueva suposición de simplificación será que el tiempo ecológico transcurre en forma discreta y es igual para todas las poblaciones. Dentro de cada población, en cada momento, puede o no haber individuos, que supondremos indistinguibles entre sí. Es decir, suponemos que los individuos de una misma etiqueta tienen el mismo genotipo, fenotipo, no hay distinción sexual, etc.

En el paso del tiempo n al tiempo $n+1$ cada individuo de cada población tiene una probabilidad R de reproducirse, una probabilidad M de morir y una probabilidad W de producir un mutante. Los valores de R , M y W son atributos de la población, y en cierto modo la caracterizan. A nivel de población, consideraremos que en el transcurso del tiempo n al $n+1$ ocurren, en orden, los siguientes eventos en cada población: a) disminuye en una frac-

ción M su tamaño, b) de los restantes, se reproduce una fracción R y c) de los reproducidos, sólo una fracción W no lo habrá hecho con exactitud duplicativa.

Estas tres características no son iguales para distintas poblaciones y en general varían con el tiempo. De acuerdo a lo que sabemos, en condiciones naturales (extra-laboratorio) la mutación no es direccional. Este hecho lo traducimos en que, una vez que sabemos que ocurrirá una mutación, ésta produce un cambio en un dígito de los 10 que componen la etiqueta, y todos los dígitos de ella tienen la misma probabilidad de ser "elegidos" para la mutación. Asimismo, consideraremos que en la probabilidad de muerte M se incluyen los efectos de la selección natural, por lo que en el caso en que una población que contaba con cierto número de individuos, haya llegado a no tener ninguno, diremos que esa población se extinguió por presión selectiva y haremos $M=1$.

Este modelo ha sido traducido a un programa computacional anexo, titulado DARWIN. Está desarrollado en lenguaje ALGOL (extended) y fue procesado en la computadora Burroughs B6700 del Centro de Servicios de Cómputo de la U.N.A.M. Está dividido básicamente en tres subrutinas: ecología, probabilidad y evolución.

En la subrutina ECOLOG se calculan los valores de R, M y W para cada una de las 1024 poblaciones, utilizando los modelos de crecimiento pobla-

cional que rigen en tiempos ecológicos y que fueron expuestos en el capítulo anterior. Con ellos se nos forman 74 casos diferentes para el coeficiente R (considerando distintas las situaciones con diferentes valores de las constantes, separando depredador de presa, etc.). Para determinar el modelo que seguirá una población determinada, dividimos el número L que caracteriza a su etiqueta (i.e., $0 \leq L \leq 1023$) entre 14, división cuya parte entera K será un número entre 0 y 74 que nos indica el caso que debemos utilizar, es decir, el modelo ecológico que sigue esa población L.

Para los coeficientes M y W decidimos asignar dos valores en cada uno de ellos, uno relativamente grande (0.4 en el caso de M, 0.01 en el caso de W) y otro relativamente pequeño (0.2 para M y 0.001 para W), dependiendo del número de pobladores en la etiqueta o bien su posición relativa en el sistema (i.e., dependiendo de lo que valga L o bien P [L]). La razón de los términos "grande" y "pequeño" será explicada más adelante. Esta subrutina es requerida en cada generación, es decir, es llamada por la subrutina de evolución (SIMEVOL) cada vez que se pasa del tiempo n al tiempo n+1.

La subrutina PROB calcula el tamaño de la fracción de población que según el caso, se reproducirá, morirá o mutará. Se hace uso aquí de un resultado de la teoría de Muestreo estadístico, que es considerar grande una muestra con más de 2^6 elementos. Para poblaciones grandes, de N elementos, una fracción f de la población será el entero aproximado a fN

elementos. Pero para muestras pequeñas no se puede usar este procedimiento: si por ejemplo N vale 4 y f vale $1/10$, fN (como entero) resultaría siempre igual a cero, cuando lo que queremos es observar a la larga cuántos elementos presentan una propiedad que ocurre en 1 de cada 10 de ellos. Para esto simulamos un "juego" de azar: si la propiedad se presenta en 1 de cada 10 de los individuos, construimos una "ruleta" con 10 resultados, es decir, con un número de resultados igual al entero aproximado a $1/f$. Si generamos un número al azar y lo dividimos entre 10 ($1/f$), el residuo (o módulo) será un número entre 0 y 9 (entre 0 y el antecesor de $1/f$); si el número aleatorio está bien generado, cada uno de los $10(1/f)$ residuos será igualmente probable. En particular, el residuo cero tendrá una probabilidad de $1/10$ (f) de aparecer como resultado. Con esta idea hacemos "jugar" a cada uno de los 4 (N) individuos de la población: aquéllos que obtengan como resultado al cero los consideramos "ganadores" y pasan a formar parte de la fracción buscada.

Desde luego, lo que estamos haciendo teóricamente es admitir que aun poblaciones de tamaño pequeño en determinado tiempo, son poblaciones grandes si se considera su permanencia en un período grande de tiempo, y por lo tanto su permanencia sólo debe ser truncada (es decir, negarle posibilidad de considerar elementos "ganadores") si la probabilidad de antemano era cero. Por otro lado, la medida de si una población es

"grande" o "pequeña" también podría haberse hecho no respecto al tamaño N de la población sino a la magnitud del número fN . Optamos por la fórmula anterior por ser más sencilla y tener un significado muestral directo, aunque no negamos la posibilidad de tener que considerar posteriormente la segunda opción.

La rutina que simula la evolución (SIMEVOL) trabaja en forma recurrente y progresiva a través de las GF generaciones que deseemos estudiar. En cada momento GEN se investiga cuál es la ecología actual del sistema. Inmediatamente, para cada población con individuos se obtiene la fracción de ellos que morirá en esa generación; de los restantes se obtiene la fracción de los que se reproducirán y de éstos, aquéllos que producirán mutantes. La resta entre ambos números nos da la fracción de "ingresos" a la población debido a reproducción exacta, pues suponemos que el proceso de reproducción de cada individuo da como resultado dos individuos (que pueden ser madre e hijo o bien sólo dos hijos con desaparición de la madre). La mutación, como se ha indicado, se produce al azar en sólo uno de los 10 caracteres de la etiqueta poblacional (si éste era uno pasará a ser cero y viceversa); nuevamente se simula un juego con 10 resultados, que indica aleatoriamente para cada mutante cuál será el carácter que variará, aumentando en uno el número de individuos en la etiqueta resultante.

Para cada tiempo ecológico GEN se guarda la información sobre la situación del sistema de dos maneras: una, a través de la escritura en papel del número de pobladores en cada etiqueta no vacía, y otra, a través de la escritura de la misma información en un disco (que llamamos "DISCO/DARWIN") para su análisis taxonómico posterior.

En el capítulo 3 hicimos alusión al uso de alguna medida de la variación existente entre dos poblaciones para originar la taxonomía en un sistema microevolutivo. Desde luego, dejamos claramente establecido que una clasificación basada en este criterio no estaría aludiendo directamente a la unidad histórica en los sistemas biológicos; pero indirectamente la "cantidad de variación" entre poblaciones depende del curso histórico de esa variación. El verdadero problema reside en establecer cómo medir esta variación, pues en ello radica la posibilidad de llegar a un conocimiento de la evolución del sistema.

En nuestro modelo esta medida se simplifica enormemente. La "distancia" entre dos etiquetas será simplemente el número de mutaciones que son necesarias para pasar de una configuración a otra. En este caso, este número es un entero fácilmente medible. Como además hemos supuesto que cada mutación requiere al menos una generación para ocurrir, y la incidencia mutacional depende del desarrollo del sistema (aunque el lugar de la etiqueta donde ocurre sea seleccionado al azar), este criterio lleva incluido en sí la influencia de la historia del sistema.

Así pues, podemos decir que la distancia, por ejemplo, entre la población 3 y la 210 será el número mínimo de mutaciones necesarias para pasar de la etiqueta 3 a la 210; o bien el número menor de generaciones que deben transcurrir para que por efectos mutacionales un individuo de la población con la etiqueta 3 produzca un individuo de la 210 (o viceversa). Su cuantificación es directa: la diferencia de caracteres binarios en la misma posición entre la etiqueta 3 (000000011) y la 210 (0001010010) es igual a tres, correspondiente a la primera, quinta y séptima posiciones medidas de derecha a izquierda.

Con este criterio procedemos a crear una taxonomía en el sistema con el programa TAXON anexo. En él suponemos que el registro paleontológico (es decir, la información guardada en DISCO/DARWIN) nos permite concluir que nuestro sistema se compone de un número de poblaciones no superior a 1024. Revisamos entonces el "estrato" más inferior del registro: la generación cero. Vemos cuántas etiquetas tenían pobladores entonces, y las nombramos "cabeza" de taxón. Con el criterio antes mencionado incluimos en cada uno de esos taxones a todas las poblaciones del sistema cuya "distancia" a la cabeza sea exactamente la unidad, además de la propia cabeza.

Por ejemplo, si en la primera generación la etiqueta 1 tenía pobladores, un taxón se compondrá de las etiquetas siguientes:

0	=	0000000000
1	=	0000000001 ("cabeza" del taxón)
3	=	0000000011
5	=	0000000101
9	=	0000001001
17	=	0000010001
33	=	0000100001
65	=	0001000001
129	=	0010000001
257	=	0100000001
513	=	1000000001

pues estas son todas las posibles etiquetas cuya distancia a la etiqueta 1 es menor o igual a 1. Se concluye que cada taxón se compone a lo más de 11 poblaciones, y si la cabeza de un taxón es definida en una generación avanzada, la probabilidad de que dicho taxón tenga menos de 10 poblaciones será elevada.

Siguiendo este criterio de clasificación a lo largo de las GF generaciones simuladas (y cuya información, repetimos, hemos guardado en el registro paleontológico DISCO/DARWIN) se construye la taxonomía en el sistema. Podemos darnos cuenta de que esta taxonomía no sólo depende del grado de variación entre etiquetas, sino de qué etiquetas se fueron poblando primero según nuestro registro. Una vez formados los taxones se pro-

cede a analizar los movimientos demográficos en cada uno; es decir, se busca cuál fue el número total de pobladores de cada taxón en cada generación GEN para comparar los desarrollos taxonales posteriormente.

Finalmente, el desarrollo por taxones del sistema se guarda de dos maneras: escritura en papel y en un "registro demográfico" por taxones (DISCO/TAXON). Este último nos sirve para utilizar el graficador del programa ANALIZA también anexo.

Es decir, este modelo (o esquema) está diseñado para representarnos el desarrollo del panorama de una diversidad poblacional a partir de ciertas condiciones iniciales, como son: a) la cuantificación (y desarrollo, en términos de los modelos ecológicos utilizados) de los efectos de reproducción, variación y selección poblacionales sobre el desarrollo reproductivo del sistema; b) la diversidad inicial (tanto en número de poblaciones inicialmente existentes, como en tamaño de dichas poblaciones y su distancia relativa); así como c) la duración de la observación, es decir, el número de generaciones que vamos a observar en nuestra simulación.

Siendo éste un modelo microevolutivo, la duración de la observación no debe ser breve ni muy prolongada. Como no podemos hacer una analogía exacta con el tiempo "real" u observado en la Naturaleza para cuantificar esta condición, hemos decidido probar con 50 generaciones, principalmente limitados por el "sistema de tiempo compartido" de la computadora

utilizada y con la idea de que los principales efectos cualitativos de las simulaciones pueden ser observados ya en ese tiempo. Debemos indicar que esta limitación puede ser base de una severa crítica a nuestra metodología (aunque no al modelo). Proponemos para un trabajo futuro, a manera de comprobación de las aseveraciones anteriores, implantar el modelo en una computadora libre (como las máquinas de mediano tamaño), en la que pueden hacerse sin restricciones de uso estas largas simulaciones que consumen grandes tiempos de máquina.

Sobre la diversidad inicial es evidente que influye en la diversidad posterior, pues a mayor número de poblaciones iniciales diferentes los efectos mutacionales hacen que en un lapso breve se tenga una diversidad poblacional mayor; y si las poblaciones iniciales eran taxonómicamente distantes se agregará el hecho de tener paralelamente mayor diversidad de taxones. Con esta idea iniciamos nuestras simulaciones con cuatro poblaciones con una máxima distancia entre sí: la 0, la 1023 (cuya distancia a la 0 es 10), la 31 (cuya distancia a las dos anteriores es 5) y la 992 (que dista 5 unidades de cada una de las anteriores). Desde luego también influyó en esta decisión la limitación computacional mencionada, pues a mayor número de poblaciones iniciales (independientemente de su distancia relativa) el tiempo de procesador requerido en cada generación es mayor.

Los efectos de las tasas de reproductividad, muerte y mutación sobre la reproducción poblacional deben analizarse respecto al tamaño de la población. Por ejemplo, es evidente que a un valor constante para la mutación, ésta producirá una mayor diversidad en los taxones correspondientes a las poblaciones más grandes, y algo similar puede decirse de las tasas de reproductividad y muerte. Por lo tanto el desarrollo poblacional y taxonal dependerá en primer lugar del valor relativo entre tamaño de población y el valor de las tasas mencionadas. En particular, la presencia de una población muy grande puede opacar los efectos sobre poblaciones pequeñas. Esta situación no debe ser descartada pues puede ocurrir en la Naturaleza; sin embargo, para observar los principales efectos cualitativos del desarrollo del sistema en todas sus poblaciones no vacías decidimos comenzar con un tamaño "mediano" de las poblaciones iniciales (alrededor de 500 pobladores en cada una); hemos visto que los efectos en otras poblaciones y taxones pueden observarse cualitativamente en sistemas con algunas poblaciones muy grandes sólo después de un gran lapso de tiempo, en donde empiezan a aparecer los problemas mencionados por limitación en el uso de la computadora.

Dado un tamaño "mediano" para las poblaciones iniciales, el efecto de las tasas de reproductividad vendrá condicionado por el desarrollo de los modelos ecológicos a los que se sujeta el sistema. Para observar

el efecto del tamaño relativo entre tasa de reproductividad, de mortalidad y de mutación se procedió en primer lugar a "correr" simulaciones con valores constantes e iguales para todas las poblaciones. Se probó así con distintas combinaciones en estas tasas con valores entre cero y uno.

Se utilizaron los valores descritos en la siguiente tabla.

Caso	R	M	W
I	0.9	0.9	0.001
II	0.9	0.9	0.01
III	0.4	0.4	0.001
IV	0.5	0.5	0.01
V	0.2	0.9	0.01
VI	0.8	0.4	0.001
VII	0.8	0.4	0.005
VIII	0.8	0.4	0.01

Los primeros dos casos pueden ser vistos como ejemplos de sistemas mal adaptados al medio, para los cuales una reproductividad del 90% se ve contrarrestada con una alta mortalidad. Si en cada generación fallece el 90% de la población y se reproduce el 90% de los supervivientes, es lógico esperar que las poblaciones iniciales disminuyan bruscamente para luego permanecer con cierto tamaño "pequeño". Este efecto fue observado en estos dos casos: las poblaciones iniciales disminuyeron a un tamaño que

oscilaba entre el 1% y el 40% del tamaño original y no se observó ninguna extinción. La magnitud relativa de la mutación, en cambio, jugó un papel importante; mientras que en el primer caso no se observó ninguna (y por lo tanto se generaron sólo cuatro taxones con una población en cada uno), en el segundo caso se finalizó con 615 poblaciones generándose 199 taxones, muchos de ellos con poblaciones cuyos tamaños llegaban a valores cercanos al 60% del tamaño de las poblaciones iniciales.

El tercer y cuarto casos corresponden a sistemas cuyas poblaciones están mal adaptadas al medio en cuanto que presentan un lento desarrollo (su reproductividad es baja) pero cuya mortalidad es mucho menor que en los casos I y II. En el caso III los tamaños poblacionales disminuyen en 10 generaciones hasta llegar al 20% de los valores originales y alrededor del 5% en 25 generaciones, para luego oscilar en valores entre el 1 y el 10%. Hubo una sola población nueva, que apareció en la 5a. generación, por lo que sólo se generaron 4 taxones. En el caso IV se observó un efecto muy similar al descrito en el caso anterior respecto al desarrollo de las poblaciones iniciales; pero desde la primera generación comenzaron a aparecer y desarrollarse poblaciones mutantes, con una dinámica parecida a la de las iniciales, hasta concluir con 70 poblaciones distintas que generaron 26 taxones diferentes, cuyos tamaños se mantuvieron a partir de la trigésima generación aproximadamente en el 15% de los tamaños iniciales.

En el quinto caso, que puede ser observado como un sistema muy mal adaptado, las poblaciones iniciales disminuyeron drásticamente manteniéndose en un tamaño pequeño sin crecer ni generar otras poblaciones, pero también sin extinguirse.

De lo anterior puede concluirse en primer lugar que este modelo reproduce un hecho conocido en la Biología: que aun en sistemas con poblaciones mal adaptadas al medio, la extinción es un caso extraño a corto plazo, y puede inferirse que más aún lo sería la extinción de un taxón: ésta parecería corresponder más bien a lapsos grandes de tiempo o bien a procesos por encima de la microevolución. Por otro lado, el efecto relativo de la mutación en estos sistemas parece claro en los ejemplos vistos. Una mala adaptación al medio debe definirse no sólo en términos de una pobre reproductividad respecto a una alta presión negativa del medio, sino también respecto a la posibilidad de producir un gran número de mutantes a partir de una población mal adaptada, puesto que así aumenta la probabilidad de que alguna de las formas resultantes sufra una menor presión negativa del medio y pueda desarrollarse exitosamente. Aunque en las pruebas vistas no es ésta la situación, puesto que aquí todo el sistema está sometido a una alta selección negativa, en otros sistemas debe ser un factor muy importante para la permanencia del mismo, y aun en los casos estudiados aquí se observó que el efecto total de una mayor probabilidad de variación fue en suma una mayor persistencia del sistema.

Debemos aclarar que la tasa de variación no está dada solo por el valor de W sino también por el valor de R , puesto que W es la fracción de los que se reproducen con mutación entre aquellos que se reprodujeron. Es decir, si en una población L hay $P[L]$ individuos vivos en disposición de reproducirse, una fracción $R \cdot P[L]$ de ellos lo hace, de los que $W \cdot R \cdot P[L]$ son los que darán lugar a variantes. Así pues, la tasa de variación depende de las magnitudes de R y W , de manera que dichas tasas son diferentes, por ejemplo, en los casos I y III aunque en ellos son iguales los valores de W .

Los últimos tres casos se refieren a un sistema cuyas poblaciones componentes tienen una tasa de reproducción relativamente alta respecto a la presión de selección del medio. En el primero de ellos, el caso VI, se observó que las poblaciones iniciales crecieron lentamente durante 10 generaciones, después de lo cual comienzan a aparecer variantes. La diversidad fue rápidamente en aumento hasta llegar a 100 poblaciones finales, generando 42 taxones cuyo crecimiento poblacional fue dominado por los cuatro taxones derivados de las primeras poblaciones.

En el caso VII, con una W cinco veces mayor que en el caso anterior, aparece una gran diversidad desde la primera generación, resultando finalmente un sistema con 980 poblaciones de las que sólo 2 contaron con más de 10 000 pobladores. Se generaron 261 taxones (algunos de ellos, los más tardíos, con una sola población incluida), de los que ocho finalizaron con más de 10000 pobladores y la mayoría de los restantes con más de 1 000.

Finalmente, el caso VIII representa la misma situación anterior, con un valor para W que es el doble que en el caso VII y 10 veces mayor que en el caso VI. Como era de esperarse por lo discutido anteriormente, es evidente una enorme diversidad desde las primeras generaciones. Alrededor de la generación 30 esta diversidad cubre por completo al sistema, es decir, han sido generadas todas las posibles etiquetas, sin que en ninguna de ellas se observe un crecimiento poblacional desorbitante. Poco después, en la generación 38, comienzan las extinciones. Tal como podía esperarse, y había sido anticipado en párrafos anteriores, esta situación corresponde a un sistema ya saturado, en el cual (según hemos construido el modelo) no pueden observarse ya fenómenos microevolutivos sino simples crecimientos demográficos, por lo que es lógico que comiencen a extinguirse las poblaciones que decaen. Este sistema saturado genera 277 taxones, muchos de ellos con pocas poblaciones asociadas, con un crecimiento dominado por los primeros taxones, que habían sido generados por las etiquetas iniciales y por tanto cuentan con el mayor número de poblaciones en ellos.

Es decir, un alto valor para la variabilidad permitió que en alguna de estas cortas simulaciones pudiéramos llegar a observar una saturación en la diversidad del sistema; y debido a los valores relativos de reproductividad y presión de selección fue posible que las poblaciones crecieran

moderadamente, ocurriendo la extinción sólo después de generaciones avanzadas.

Tomando en cuenta los resultados expuestos se procedió a trabajar el modelo con una ecología compleja. Como se explica al principio de este capítulo, se utilizaron todos los modelos ecológicos de crecimiento expuestos en el capítulo anterior para el cálculo de R para cada población, en cada generación. Estos modelos de ninguna manera limitan el valor de esta tasa a fluctuar entre cero y uno (excepto en los casos de reproductividad constante y regulación retardada).

Como una diferencia en uno de los dígitos de la etiqueta (como cadena de ceros y unos) puede implicar diferencia en más de 14 números decimales (o traducción decimal de la etiqueta), un mutante proveniente de una población L puede o no "caer" dentro del grupo de poblaciones que siguen el modelo de crecimiento a que estaba sometida la población L . Es decir, una población que estuviera sometida a una presión del medio fuertemente negativa podría dar lugar a variantes mucho más favorecidas adaptativamente.

En una primera prueba se observó que por la forma de construir la rutina ECOLOG, la población 1023 seguía un modelo de crecimiento independiente de otras poblaciones, cuyo valor de R en promedio era 1, con un bajo valor de M y alto de W , lo cual hizo que "dominara" al resto del sistema hasta provocar una "explosión" demográfica por un lado, y por otro ser la "ma-

dre" de una gran diversidad. En efecto, una población o forma adaptativa así favorecida debe dominar su hábitat en breve plazo, a la vez que producir una enorme cantidad de formas variantes alternativas debido a su alta reproductividad. Pero por otro lado, es inconcebible que no desarrolle relaciones negativas con las demás poblaciones con las que comparte el hábitat, situación que no está contemplada en nuestro modelo. Para observar otros efectos en el sistema, "ocultos" por la alta reproductividad de esta población, se modificó el modelo de crecimiento seguido por ella a uno cuya reproductividad R en promedio valiera 0.5.

Señalábamos antes que, en general, R no está limitado a valores entre 0 y 1 para los modelos ecológicos expuestos. Quiere esto decir que existe la posibilidad de que alguna población se desarrolle según un modelo de "crecimiento" en el que, en algún momento, R sea negativa. Y eventualmente esta situación puede llevar a la desaparición de todos los individuos de determinada población, tal y como fue observado para la población 0 en algunas "corridas".

Esto es, en toda población L con individuos puede ocurrir que dicha etiqueta se vacíe por efecto de la mortalidad M o bien porque el modelo de crecimiento (más bien de "decrecimiento") seguido implica una R menor que cero. En ambos casos, optamos por declarar a dicha población como "extinta", puesto que ambas fuentes (M y R) manifiestan directa o indirectamente los efectos de la presión de selección del medio. Este es el

caso de algunas poblaciones en competencia o en interacción "depredador-presa" con otras, en las que la extinción no provino del correspondiente valor de M sino de la forma en que se relacionaban con otras poblaciones, influyendo esta relación en un valor negativo (y sostenido) de su "reproductividad".

En resumen podemos señalar que este modelo o esquema nos representa a grandes rasgos las características generales más relevantes para los procesos microevolutivos, de la reproducción en un sistema de poblaciones. Mucho podría hacerse aún en este sentido, reconociendo algún otro efecto ecológico-evolutivo en estas simulaciones. Pero creemos que el objetivo más importante de este modelo ha quedado expuesto; a saber: la representación esquemática, cualitativa y muy general, de la concretización del mecanismo que creemos es el que siguen los procesos evolutivos. Queda mucho por estudiar, pero más que por el lado del modelo computacional, debe enfocarse nuestra atención en la búsqueda de la clave de la unidad (en cuanto a manifestaciones concretas del antagonismo unidad-diversidad) en éste y otros niveles. Y para llevar a cabo los estudios que apenas ha esbozado este trabajo, deberá conjuntarse la labor interdisciplinaria de diferentes investigadores de este objeto de conocimiento que llamamos evolución.

Capítulo 6

RÉSUMEN Y CONCLUSIONES INDICACIONES PARA TRABAJOS POSTERIORES

La evolución es una característica intrínseca, un atributo esencial de los sistemas naturales. Queremos decir con esto que todo sistema en el universo se desarrolla en el tiempo a través de una serie de procesos en propiedades internas o externas al sistema que lo definen y caracterizan, que corresponden a la concretización, la materialización de un antagonismo básico; y por ser un reflejo de esta dialéctica, dicho desarrollo es siempre un proceso, en conjunto, irreversible.

En este trabajo hemos enfocado nuestra atención hacia la evolución de los sistemas biológicos. Se han esbozado algunas ideas con el objeto de iniciar el camino hacia el conocimiento de ella y particularmente hacia la comprensión del "motor" de los procesos microevolutivos. Hemos propuesto el antagonismo dialéctico entre las categorías de unidad y diversidad como la causa del complejo fenómeno que llamamos la evolución de los sistemas biológicos. Asimismo, propusimos que este antagonismo se concretiza de diferentes maneras en los distintos niveles de organización biológica. Expusimos un ejemplo de la forma en que puede materializarse en la reproducción a nivel poblacional, especialmente en la interacción entre tres propiedades poblacionales: la reproducción exacta, la variación y la influencia que sobre estas características poblacionales

tiene el medio ambiente (comprendidas también en éste las demás poblaciones que interactúan con ella), efecto que hemos identificado con el concepto de selección natural. Este mecanismo ha sido plasmado en un modelo de simulación computacional*.

Mencionamos en el Cap. 2 que el conocimiento de la evolución biológica no puede resultar de la proposición de mecanismos para cada nivel taxonómico-evolutivo por separado. También señalamos que los procesos que operan en cada nivel influyen en todos los demás niveles, a la vez que el antagonismo básico (unidad-diversidad) es reflejado a través de distintas concretizaciones en cada nivel. Así, por ejemplo, comentábamos que el rumbo que siguen los procesos evolutivos, su historia, debe influir tanto a nivel molecular como de población y por encima de la especie. Por lo tanto, surgen aquí múltiples preguntas que deben ser contestadas: cómo se manifiesta este antagonismo a nivel molecular, genético, de individuo, de población, interpoblacional, macroevolutivo, etc.; en una palabra, la "clave" de la unidad en cada uno de los niveles de organización biológica y en cada una de las propiedades concretas de cada nivel, es un problema abierto que requiere un estudio profundo. Repeti-

* Debemos recordar aquí que el objetivo de este modelo no puede ser el simular con cierto grado de precisión este fenómeno tan complejo, y por lo tanto no puede ser considerado como un modelo de predicción. Los resultados obtenidos deben ser tratados sólo en forma cualitativa puesto que el objeto de este modelo ha sido el de representarnos en forma esquemática una parte del proceso evolutivo biológico cuyo conocimiento requiere fundamentalmente un análisis cualitativo global.

mos, este trabajo intenta en este aspecto mostrar la manifestación de esta dialéctica en una propiedad material (la reproducción) a nivel microevolutivo; pero aún aquí debemos comprender que se trata de un prólogo, del principio de una serie de estudios a realizar en este sentido.

En lo que respecta al conocimiento de la evolución, y volviendo a lo planteado al inicio del párrafo anterior, este trabajo intenta indicar cuál debe ser la dirección de las investigaciones a seguir. A saber: la proposición del antagonismo básico entre unidad y diversidad y la interacción entre los procesos llamados evolutivos a distintos niveles. Se puede formular una primera conclusión y es que la aseveración tan repetida en este trabajo de que ni los genes ni los individuos evolucionan se fundamenta en que creemos que la evolución es una característica del todo, que como tal debe estar manifestándose (en forma directa o indirecta) en sus partes pero que es reconocible, atribuible, definible y comprensible sólo cuando observamos la totalidad del sistema biológico. Es decir, aún cuando reconozcamos procesos evolutivos en las interacciones dentro de un sistema de poblaciones o hechos evolutivos en la química de un gene, esto es posible porque estamos reconociendo una manifestación del fenómeno en una porción del sistema, y estos datos sirven para llegar al conocimiento de la evolución sólo en la medida en que nos ayudan a comprender el todo y los incorporemos bajo esa óptica.

Así pues, en particular el desarrollo de modelos computacionales que "simulan" el proceso evolutivo en partes del sistema biológico es un intento por comprender parcial e inexactamente porciones del todo. Las computadoras, después de todo, son herramientas que el hombre ha construido para trabajar formalmente. Mencionamos en la Introducción que el seccionamiento del todo y el uso de herramientas formales en las partes es útil como vía al conocimiento; pero ahí mismo aclaramos que nunca, a través de esta vía, podremos llegar a él puesto que la realidad es dialéctica y las herramientas formales (como la lógica de la computadora) no pueden reflejar este aspecto.

Sobre la herramienta formal aún deben hacerse muchos estudios, como el perfeccionamiento de los modelos de interacciones ecológicas, su propia evolución, y en particular sobre la cuantificación del efecto de la selección natural y la variación; y como la incorporación de fenómenos genéticos más complicados como entrecruzamiento, reproducción sexual y tamaño variable de la "etiqueta". Pero más importante aún es perfeccionar nuestro conocimiento de la taxonomía, pues como hemos indicado en varias partes de este trabajo, el conocimiento de la evolución y los procesos evolutivos (en todos los niveles) será posible en la medida que dispongamos de una buena taxonomía, y viceversa: la taxonomía refleja el grado de comprensión del fenómeno evolutivo alcanzado.

En varias partes de este trabajo, al hablar de los procesos evolutivos en los sistemas biológicos hemos utilizado términos como "historia", "evolución", "desarrollo" y sus combinaciones, sin haber precisado previamente su significado. Sabemos que tales términos suelen tener un significado distinto (y a veces muy preciso) según el contexto en que son utilizados. Por ejemplo, filósofos e historiadores encontrarán extrañeza que hayamos hablado de la "historia" de un sistema biológico, pues para ellos el término "histórico" tiene una precisión definida, a su vez, a lo largo de un proceso que comprende grandes revisiones globales, plasmadas en numerosos estudios, y es para ellos aplicable sólo cuando se habla del Hombre.

Los especialistas en Ciencias Sociales, por otro lado, suelen tener otro uso para esos términos. Hablan, por ejemplo, del desarrollo de una parte del sistema social en estudio cuando se le enfoca en un breve lapso de tiempo (por lo general, actual) y es más bien un término descriptivo. El término histórico es reservado casi siempre a lo ocurrido en grandes porciones o la totalidad del sistema en lapsos grandes de tiempo pasado; en cambio, "la evolución del sistema" nos suele dar una idea global, totalizante, por un lado de las grandes líneas o tendencias históricas, y por otro de su efecto en el desarrollo actual y futuro del sistema.

Hemos mencionado la preocupación en el contexto biológico que llevó a

gente como Lotka (cfr. pág. 24) a definir a la Evolución como la historia de un sistema que sufre cambios irreversibles. En este mismo contexto se suele reservar el término "desarrollo" para los procesos que ocurren en los sistemas biológicos a nivel y en tiempos ecológicos.

A lo largo de este trabajo hemos expresado que la evolución es un conocimiento y como tal refleja una realidad material: aquella que proviene de los procesos que hemos llamado evolutivos que, como también hemos visto, son manifestación de la dialéctica presente en la Naturaleza. Como tal, el desarrollo, la historia y la evolución de un sistema cualquiera son síntesis de ese conjunto de procesos dialécticos, y no podemos pretender conocer unos sin los otros. Así, vimos que los procesos microevolutivos son incorrectamente comprendidos si no entendemos la dialéctica seguida en niveles superiores de organización, y la paleohistoria no puede conformar un conocimiento para el hombre si no alcanzamos la comprensión de los procesos dialécticos presentes tanto a nivel molecular como de poblaciones. Y también quedó manifiesto que el conocimiento de los sistemas biológicos es, a su vez, el conocimiento de estos procesos.

En una palabra: desarrollo, historia, evolución de los sistemas biológicos son términos que denotan la misma característica esencial de tales sistemas propiedad que implica la dialéctica natural a que están sometidos y que, en suma, los caracteriza por completo y sin la cual no serían objetos de conocimiento. Su realidad material y objetiva es justamente

su capacidad de evolucionar. Si utilizamos términos distintos en algunas partes de este trabajo fue con la intención, primero, de facilitar nuestra expresión a través del diferente significado atribuido comúnmente a ellos; y en segundo lugar, de ir precisando este significado en la idea compleja, extraordinariamente rica y precisa de lo que es la Evolución.

Esperamos que este trabajo sirva en ese aspecto y que de él o en forma paralela se desprendan investigaciones encaminadas a lograr el conocimiento en este campo. Pues sólo del conocimiento de la Naturaleza pueden surgir acciones encaminadas a transformarla en provecho de la humanidad, y para esto justamente es que deseamos conocerla.

ANEXO

PROGRAMAS Y RESULTADOS

Para usar los programas anexos, la simulación se inicia con el programa DARWIN seguido de TAXON y de ANALIZA. El primero requiere ser alimentado con el número de generaciones GF que se desean simular y con las poblaciones iniciales. El segundo requiere sólo el número GF puesto que trabaja con el disco generado por el anterior. Y el último programa no requiere dato alguno pues los obtiene directamente del disco generado por TAXON. Así, una corrida "típica" sería la siguiente:

```
? JOB EVOLUCION
? EXECUTE OBJECT/DARWIN
? DATA ENTRA
  50;
  0000000500
0031000400
0992000450
1023000550
? EXECUTE OBJECT/TAXON
? DATA ENTRA
  50;
? EXECUTE OBJECT/ANALIZA
? END JOB
```

cuyo resultado será la simulación por 50 generaciones comenzando con 500 pobladores de la etiqueta 0, 400 de la 31, 450 de la 992 y 550 de la 1023.

Se anexa también una pequeña simulación a fin de ilustrar la salida de estos programas.

WORKFILE: DARWIN

(= P 8 4) C A N D E / C O D E 7 6 0 O I . P A C K
= = = = =

DECL

ARRAY M,R,H(0:1023);
INTEGER ARPAY P,C(0:1023);
FILE GEN,CF;
FILE E,TR(PIND=READER);

FILE DISC(KIND=FSY,MAXRECSIZE=30,SAVEFACTOR=10,
PLCKSIZE=360,TITLE="DISC/DARWIN.");

PROCEDURE ECLOG(GLN,CF); VALUE GEN,GF; INTEGER GEN,GF; BEGIN
INTEGER K,X,Y,L;

LABEL A1,A2,A3,A4,A5;
PCH:=0 STP:=1 L:IL 1023 DO
IF PCH NE 0 THEN T:IL
BLGAL
X:=PCH L;
CASE DIV 14;
DECL

PCPLACIOLES C A 13
X SIST. DEPREDAOR PRESA 3 POBS; X,Y DEPREDA A Z: PCB X (CASE I)
RCL:=2*PIL-23/1000-1

PCPLACIOLES 14 A 27
X SIST. DEPREDAOR PRESA 3 POBS; X,Y DEPREDA A Z: PCB Y (CASE I)
RCL:=2*PIL-23/1000-1

PCPLACIOLES 28 A 41
X SIST. DEPREDAOR PRESA 3 POBS; X,Y DEPREDA A Z: PCB Z (CASE I)
RCL:=0.5*(C-5)*X/1000-PIL-28)-PIL-14)

PCPLACIOLES 42 A 55
X SIST. DEPREDAOR PRESA 3 POBS; X,Y DEPREDA A Z: PCB X (CASE II)
RCL:=2*PIL-23/1000-1

PCPLACIOLES 56 A 69
X SIST. DEPREDAOR PRESA 3 POBS; X,Y DEPREDA A Z: PCB Y (CASE II)
RCL:=PIL-11/1000-1

PCPLACIOLES 70 A 83
X SIST. DEPREDAOR PRESA 3 POBS; X,Y DEPREDA A Z: PCB Z (CASE II)
RCL:=0.5*(C-5)*X/1000-PIL-28)-PIL-14)

PCPLACIOLES 84 A 97
X SIST. DEPREDAOR PRESA 3 POBS; X,Y DEPREDA A Z: PCB X (CASE III)
RCL:=2*PIL-23/1000-1

X *****

00000010 000:0000:0
B.0000 IS SEGMENT 0003
1 00000020 003:0000:1
00000030 003:0003:5
00000040 003:0007:0
00000050 003:0007:0
DATA IS 0005 LONG
00000060 003:0007:0
00000070 003:0007:0
00000080 003:0007:0
00000090 003:0007:0
00000100 003:0007:0
00000110 003:0007:0
00000120 003:0007:0
00000130 003:0007:0
2 ECLOG IS SEGMENT 00004
00000140 004:0000:1
00000150 004:0000:1
00000160 004:0003:1
00000170 004:0003:1
3 00000180 004:0004:5
00000190 004:0004:1
00000200 004:0007:4
4 00000210 004:0007:4
00000220 004:0007:4
00000230 004:0007:4
00000240 004:0007:4
00000250 004:0007:4
00000260 004:0007:4
00000270 004:0007:4
00000280 004:0007:4
00000290 004:0012:5
00000300 004:0012:5
00000310 004:0012:5
00000320 004:0012:5
00000330 004:0012:5
00000340 004:0012:5
00000350 004:0014:0
00000360 004:0014:0
00000370 004:0014:0
00000380 004:0014:0
00000390 004:0014:0
00000400 004:0014:0
00000410 004:0021:1
00000420 004:0021:1
00000430 004:0021:5
00000440 004:0021:5
00000450 004:0021:5
00000460 004:0021:5
00000470 004:0021:5
00000480 004:0021:5
00000490 004:0021:5

```

X PBLACIONES 98 A 111
RCL]1=2-P[141/1000-1}
X PBLACIONES 112 A 125
RCL]1=1.5-(1.5)*X/1000-P[L-28]-P[L-14]}
X PBLACIONES 126 A 139
RCL]1=2-P[141/1000-1}
X PBLACIONES 140 A 153
RCL]1=P[L-141/1000-1}
X PBLACIONES 154 A 167
RCL]1=1.5-(1.5)*X/1000-P[L-28]-P[L-14]}
X PBLACIONES 168 A 181
RCL]1=2-P[141/1000-1}
X PBLACIONES 182 A 195
RCL]1=2-P[141/1000+C.5-(0.5)*X/1000-P[L-14]}
X PBLACIONES 196 A 209
RCL]1=0.5-(1.5)*X/1000-P[L-14]}
X PBLACIONES 210 A 223
RCL]1=2-P[141/1000-1}
X PBLACIONES 224 A 237
RCL]1=2-P[141/1000+0.5-(0.5)*X/1000-P[L-14]}
X PBLACIONES 238 A 251
RCL]1=1.5-(1.5)*X/1000-P[L-14]}
X PBLACIONES 252 A 245
RCL]1=P[L-141/1000-1}
X PBLACIONES 266 A 279
RCL]1=2-P[141/1000+C.5-(0.5)*X/1000-P[L-14]}
X PBLACIONES 280 A 293
RCL]1=1.5-(1.5)*X/1000-P[L-14]}
X PBLACIONES 294 A 307
RCL]1=2-P[141/1000-1}
X PBLACIONES 308 A 321

```

```

00000500 004:002011
00000510 004:002011
00000520 004:002011
00000530 004:003122
00000540 004:003122
00000550 004:003122
00000560 004:003122
00000570 004:003122
00000580 004:003122
00000590 004:003122
00000600 004:003122
00000610 004:003122
00000620 004:003122
00000630 004:003122
00000640 004:003122
00000650 004:004113
00000660 004:004113
00000670 004:004113
00000680 004:004113
00000690 004:004113
00000700 004:004113
00000710 004:004113
00000720 004:004113
00000730 004:004113
00000740 004:004113
00000750 004:004113
00000760 004:004113
00000770 004:004113
00000780 004:005611
00000790 004:005611
00000800 004:005611
00000810 004:005611
00000820 004:005611
00000830 004:005611
00000840 004:005611
00000850 004:005611
00000860 004:005611
00000870 004:005611
00000880 004:005611
00000890 004:005611
00000900 004:005611
00000910 004:005611
00000920 004:005611
00000930 004:005611
00000940 004:005611
00000950 004:005611
00000960 004:005611
00000970 004:005611
00000980 004:005611
00000990 004:005611
00001000 004:005611
00001010 004:005611
00001020 004:005611
00001030 004:005611
00001040 004:005611
00001050 004:005611
00001060 004:005611
00001070 004:005611
00001080 004:005611
00001090 004:005611
00001100 004:005611

```


RL(1)1A-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y A Z:POB.Y(CASE IV))
 PBLACIONES 322 A 335
 RL(1)1=1.5-C.X/1000-P(L-14))
 X SISI-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y A Z:POB.Z(CASE IV))
 PBLACIONES 336 A 349
 RL(1)2=P(L+14)/1000-1)
 X SISI-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y A Z:POB.X(CASE V))
 PBLACIONES 350 A 363
 RL(1)1=P(L+14)/1000-1.5-(1.5)*X/1000-P(L-14))
 X SISI-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y A Z:POB.Y(CASE V))
 PBLACIONES 364 A 377
 RL(1)1=0.5-C.X/1000-P(L-14))
 X SISI-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y A Z:POB.Z(CASE V))
 PBLACIONES 378 A 391
 RL(1)2=P(L+14)/1000-1)
 X SISI-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y A Z:POB.X(CASE VI))
 PBLACIONES 392 A 405
 RL(1)2=P(L+14)/1000-1.5-(1.5)*X/1000-P(L-14))
 X SISI-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y A Z:POB.Y(CASE VI))
 PBLACIONES 406 A 419
 RL(1)1A-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y A Z:POB.Z(CASE VI))
 PBLACIONES 420 A 433
 RL(1)2=P(L+14)/1000-2*(P(L+28)/1000-1)
 X SISI-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y Z:POB.X(CASE I))
 PBLACIONES 434 A 447
 RL(1)1C-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y Z:POB.Y(CASE I))
 PBLACIONES 448 A 461
 RL(1)1=0.5-C.X/1000-P(L-28))
 X SISI-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y Z:POB.Z(CASE I))
 PBLACIONES 462 A 475
 RL(1)2=P(L+14)/1000-P(L+28)/1000-1)
 X SISI-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y Z:POB.X(CASE II))
 PBLACIONES 476 A 489
 RL(1)1=0.5-C.X/1000-P(L-14))
 X SISI-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y Z:POB.Y(CASE II))
 PBLACIONES 490 A 503
 RL(1)1A-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y Z:POB.Z(CASE II))
 PBLACIONES 504 A 517
 RL(1)2=P(L+14)/1000-P(L+28)/1000-1)
 X SISI-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y Z:POB.X(CASE III))
 PBLACIONES 518 A 531
 RL(1)1=0.5-C.X/1000-P(L-14))
 X SISI-DEPRDADOR-PRESA 3 PCBS)X DEPRDAD A Y,Y Z:POB.Y(CASE III))

00001110 004:0076 3
 00001112 004:0086 3
 00001113 004:0090 3
 00001114 004:0090 2
 00001115 004:0090 2
 00001116 004:0090 2
 00001117 004:0097 2
 00001118 004:0097 2
 00001119 004:0097 2
 00001120 004:0097 2
 00001121 004:0098 1
 00001122 004:0098 1
 00001123 004:0098 1
 00001124 004:0098 1
 00001125 004:00A5 2
 00001126 004:00A5 2
 00001127 004:00A5 2
 00001128 004:00A5 2
 00001129 004:00A5 2
 00001130 004:00A5 2
 00001131 004:00A5 2
 00001132 004:00A5 1
 00001133 004:00A5 1
 00001134 004:00A5 1
 00001135 004:00A5 1
 00001136 004:00A5 1
 00001137 004:00A5 1
 00001138 004:00B9 2
 00001139 004:00B9 2
 00001140 004:00B9 2
 00001141 004:00B9 2
 00001142 004:00B9 2
 00001143 004:00B9 2
 00001144 004:00B9 2
 00001145 004:00C0 2
 00001146 004:00C0 2
 00001147 004:00C0 2
 00001148 004:00C0 2
 00001149 004:00C0 2
 00001150 004:00C0 2
 00001151 004:00C0 2
 00001152 004:00C0 2
 00001153 004:00C0 2
 00001154 004:00C0 2
 00001155 004:00C0 2
 00001156 004:00C0 2
 00001157 004:00C0 2
 00001158 004:00C0 2
 00001159 004:00C0 2
 00001160 004:00C0 2
 00001161 004:00C0 2
 00001162 004:00C0 2
 00001163 004:00C0 2
 00001164 004:00C0 2
 00001165 004:00C0 2
 00001166 004:00C0 2
 00001167 004:00C0 2
 00001168 004:00C0 2
 00001169 004:00C0 2
 00001170 004:00C0 2

RLL)=1.5-1.5*X/10000-PIL-141;
 * PBLACIONES 532 A 545
 X SIST. DEPRDADGR-PRESA 3 PCBSSX DEPREDA A Y Y Z: POB*Z (CASO III)
 RLL)=C.5-C.5*X/10000-PIL-281)
 * PBLACIONES 546 A 559
 X SIST. DEPRDADGR-PRESA 3 PCBSSX DEPREDA A Y Y Z: POB*X (CASO IV)
 RLL)=2-PIL-141/10000-PIL-281/10000-1)
 * PBLACIONES 560 A 573
 X SIST. DEPRDADGR-PRESA 3 PCBSSX DEPREDA A Y Y Z: POB*Y (CASO IV)
 RLL)=C.5-C.5*X/10000-PIL-141)
 * PBLACIONES 574 A 587
 X SIST. DEPRDADGR-PRESA 3 PCBSSX DEPREDA A Y Y Z: POB*Z (CASO IV)
 RLL)=1.5-1.5*X/10000-PIL-281-1)
 * PBLACIONES 588 A 601
 X SIST. DEPRDADGR-PRESA 3 PCBSSX DEPREDA A Y Y Z: POB*X (CASO V)
 RLL)=2-PIL-141/10000-PIL-281/10000-1)
 * PBLACIONES 602 A 615
 X SIST. DEPRDADGR-PRESA 3 PCBSSX DEPREDA A Y Y Z: POB*Y (CASO V)
 RLL)=1.5-1.5*X/10000-PIL-141-1)
 * PBLACIONES 616 A 629
 X SIST. DEPRDADGR-PRESA 3 PCBSSX DEPREDA A Y Y Z: POB*Z (CASO V)
 RLL)=1.5-1.5*X/10000-PIL-281)
 * PBLACIONES 630 A 643
 X SISTEMA DE COMPLETENCIA ENTRE 3 POBLACIONES+POB. X
 RLL)=2000-0.2*X-(PIL-141)-PIL-281))
 * PBLACIONES 644 A 657??
 X SISTEMA DE COMPLETENCIA ENTRE 3 POBLACIONES+POB. Y
 RLL)=2000-0.2*X-(PIL-141)-PIL-141))
 * PBLACIONES 658 A 671
 X SISTEMA DE COMPLETENCIA ENTRE 3 POBLACIONES+POB. Z
 RLL)=2000-0.2*X-(PIL-281)-PIL-141))
 * PBLACIONES 672 A 685
 X REPRODUCTIVIDAD CCNSTANTE
 RLL)=0.4)
 * PBLACIONES 686 A 699
 X REPRODUCTIVIDAD CCNSTANTE
 RLL)=0.9)
 * PBLACIONES 700 A 713
 X REPRODUCTIVIDAD CCNSTANTE
 RLL)=0.2)
 * PBLACIONES 714 A 727
 X MODELO DE COMPLETENCIA CASO III+POB Y (DOS POBLACIONES)
 RLL)=1-2-PIL-141-1)
 * PBLACIONES 728 A 741
 X MODELO DE COMPLETENCIA CASO III+POB X (DOS POBLACIONES)
 RLL)=1-X-2-PIL-141)

00001730 004:00E9:1
 00001740 004:00F0:1
 00001750 004:00F0:2
 00001760 004:00F0:2
 00001770 004:00F0:1
 00001779 004:00F6:1
 00001780 004:00F6:1
 00001790 004:00F6:1
 00001800 004:00F6:1
 00001810 004:00F6:1
 00001820 004:00F6:1
 00001830 004:00F6:1
 00001840 004:00F6:1
 00001850 004:0102:1
 00001860 004:0102:1
 00001870 004:0102:1
 00001880 004:0102:1
 00001890 004:0108:1
 00001900 004:0108:1
 00001910 004:0108:1
 00001920 004:0108:1
 00001930 004:010F:1
 00001940 004:010F:1
 00001950 004:010F:1
 00001960 004:0116:1
 00001970 004:0116:1
 00001980 004:0116:1
 00001990 004:0116:1
 00002000 004:011C:1
 00002010 004:011C:1
 00002020 004:011C:1
 00002030 004:011C:1
 00002040 004:0124:0
 00002050 004:0124:0
 00002060 004:0124:0
 00002070 004:0124:0
 00002080 004:0128:0
 00002090 004:0128:0
 00002100 004:0128:0
 00002110 004:0128:0
 00002120 004:0132:0
 00002130 004:0132:0
 00002140 004:0132:0
 00002150 004:0132:0
 00002160 004:0134:1
 00002170 004:0134:1
 00002180 004:0134:1
 00002190 004:0134:1
 00002191 004:0137:1
 00002192 004:0137:1
 00002193 004:0137:1
 00002194 004:0137:1
 00002200 004:013A:1
 00002210 004:013A:1
 00002220 004:013A:1
 00002230 004:013A:1
 00002240 004:013E:1
 00002250 004:013E:1
 00002260 004:013E:1
 00002270 004:013E:1

```

X *****
X POBLACIONES 742 A 755
X MODELO DE COMPETENCIA: CASO II, POR Y (DOS POBLACIONES)
X RLL:=2-P(L-14)-X;
X *****
X POBLACIONES 756 A 769
X MODELO DE COMPETENCIA: CASO II, POR X (DOS POBLACIONES)
X RLL:=2-P(L-14)-X;
X *****
X POBLACIONES 770 A 783
X MODELO DE COMPETENCIA: CASO I, POR Y (DOS POBLACIONES)
X RLL:=1-P(L-14)-X;
X *****
X POBLACIONES 784 A 797
X MODELO DE COMPETENCIA: CASO I, POR X (DOS POBLACIONES)
X RLL:=2-Y-P(L-14);
X *****
X POBLACIONES 798 A 811
X SISTEMA DE PREDADOR-PRESA: EXTINCIÓN DEL DEPREDADOR -----DEPREDADOR
X RLL:=P(L-14)/200;
X *****
X POBLACIONES 812 A 825
X SISTEMA DE PREDADOR-PRESA: EXTINCIÓN DEL DEPREDADOR -----FRESA
X RLL:=1-(X/500)-P(L+14);
X *****
X POBLACIONES 826 A 839
X SISTEMA DE PREDADOR-PRESA: SIN OSCILACION -----DEPREDADOR
X RLL:=(P(L-14)/100)-1;
X *****
X POBLACIONES 840 A 853
X SISTEMA DE PREDADOR-PRESA: SIN OSCILACION -----PRESA
X RLL:=(0.5-1.5*(X/100)-P(L+14));
X *****
X POBLACIONES 854 A 867
X SISTEMA DE PREDADOR-PRESA: OSCILACIONES CONVERGENTES -----DEPREDADOR
X RLL:=(P(L-14)/100)-1;
X *****
X POBLACIONES 868 A 881
X SISTEMA DE PREDADOR-PRESA: OSCILACIONES CONVERGENTES -----PRESA
X RLL:=(1.5-2.5*(X/100)-P(L+14));
X *****
X POBLACIONES 882 A 895
X SISTEMA DE PREDADOR-PRESA: OSCILACIONES DIVERGENTES -----DEPREDADOR
X RLL:=(3-P(L-14)/100)-1;
X *****
X POBLACIONES 896 A 909
X SISTEMA DE PREDADOR-PRESA: OSCILACIONES DIVERGENTES -----PRESA
X RLL:=(1-(X/100)-P(L+14));
X *****
X POBLACIONES 910 A 923
X SISTEMA DE PREDADOR-PRESA: OSCILACIONES CONSTANTES -----DEPREDADOR
X RLL:=(P(L-14)/500)-1;

```

```

00002280 004:014:2:4
00002290 004:014:2:4
00002300 004:014:2:4
00002310 004:014:2:4
00002320 004:014:2:4
00002330 004:014:2:2
00002340 004:014:2:2
00002350 004:014:2:0
00002360 004:014:2:0
00002370 004:014:2:0
00002380 004:014:2:0
00002390 004:014:2:0
00002400 004:014:2:3
00002410 004:014:2:3
00002420 004:014:2:3
00002430 004:014:2:3
00002440 004:014:2:1
00002450 004:014:2:1
00002460 004:014:2:1
00002470 004:014:2:1
00002480 004:014:2:1
00002490 004:014:2:5
00002500 004:014:2:5
00002510 004:014:2:5
00002520 004:014:2:5
00002530 004:014:2:5
00002540 004:014:2:0
00002550 004:014:2:0
00002560 004:014:2:0
00002570 004:014:2:0
00002580 004:014:2:0
00002590 004:014:2:4
00002600 004:014:2:4
00002610 004:014:2:4
00002620 004:014:2:4
00002630 004:014:2:4
00002640 004:014:2:4
00002650 004:014:2:4
00002660 004:014:2:4
00002670 004:014:2:4
00002680 004:014:2:4
00002690 004:014:2:0
00002700 004:014:2:0
00002710 004:014:2:0
00002720 004:014:2:0
00002730 004:014:2:0
00002740 004:014:2:0
00002750 004:014:2:0
00002760 004:014:2:0
00002770 004:014:2:0
00002780 004:014:2:0
00002790 004:014:2:0
00002800 004:014:2:0
00002810 004:017:3:3
00002820 004:017:3:3
00002830 004:017:3:3
00002840 004:017:3:3
00002850 004:017:3:4
00002860 004:017:3:4
00002870 004:017:3:4

```

```

% *****
PPBLACIONES 924 A 937
SISTEMA DE ECUACIONES DIFERENCIALES OSCILACIONES CONSTANTES -----FRESA
N(L1)=0.5-1.5*(X/100)-PI*(14)
% *****
PPBLACIONES 938 A 951
MODELO LOGISTICO OSCILACIONES DIVERGENTES
N(L1)=3-0.0003*X)
% *****
PPBLACIONES 952 A 965
MODELO LOGISTICO SIN OSCILAR
N(L1)=0.5-0.0005*X)
% *****
PPBLACIONES 966 A 979
MODELO LOGISTICO OSCILACIONES CONVERGENTES
N(L1)=1.5-0.0015*X)
% *****
PPBLACIONES 980 A 1007
MODELO DE REGULACION RETARDADA DECRECIENTE
N(L1)=EXP(-X)
% *****
PPBLACIONES 1008 A 1023
MODELO DE REGULACION RETARDADA GAUSSIANA
N(L1)=1-EXP(-X*X)
N(L1)=1-EXP(-X*X)
% *****
EIG CASE;
IF N(L1) LEQ 100 THEN N(L1)=0.01 ELSE N(L1)=0.001;
IF N(L1) NEQ 0 THEN N(L1)=0.2 ELSE N(L1)=0.4;
EIG ECCLGG;

```

```

00002880 004:0179:2
00002890 004:0179:2
00002900 004:0179:2
00002910 004:0179:2
00002920 004:0179:2
00002930 004:0179:2
00002940 004:0179:2
00002950 004:0179:2
00002960 004:0179:2
00002970 004:0183:3
00002980 004:0183:3
00002990 004:0183:3
00003000 004:0183:3
00003010 004:0186:2
00003020 004:0188:2
00003030 004:0188:2
00003040 004:0188:2
00003050 004:0188:2
00003060 004:0188:2
00003070 004:0188:2
00003080 004:0188:2
00003090 004:0191:6
00003100 004:0193:4
00003110 004:0193:4
00003120 004:0193:4
00003130 004:0193:4
00003140 004:0197:0
00003150 004:019A:5
00003160 004:019A:5
4 00003170 004:019A:5
00003180 004:019C:1
00003190 004:019C:1
00003200 004:019C:1
3 00003210 004:019D:1
ECCLGG(004) IS 0105 LONG

```

```

REAL PROCEDURE PRCB(A,B) VALUE A,B; REAL A,B; BEGIN
INTEGER C;
INTFCER H;
REAL D,F,G;
IF A GEQ B OR B LUL C OR ABS(B) LEQ 10E-6 THEN PROB:=A*(1+B)
ELSE BEGIN
F:=0;
G:=TIME(2)+C MOD 11;
FOR C:=1 STEP 1 UNTIL A DO BEGIN
D:=RAUCON(G);
D:=L*Y*0000;
IF C=0 THEN H:=C ELSE
H:=C MOD C;
IF F EQL 0 THEN F:=++1;
F:=F+SIGN(B);
P:=C:=A+F;
END;
END PROC;

```

```

2 00003220 003:0007:0
00003230 003:0007:0
PROB IS SEGMENT 000006
2 00003240 006:0000:1
00003250 006:0000:1
00003260 006:0000:1
00003270 006:0000:1
3 00003280 006:0007:0
00003290 006:0008:2
00003300 006:0009:0
00003310 006:0009:1
4 00003320 006:0010:0
00003330 006:0011:2
00003340 006:0013:4
00003350 006:0015:5
00003360 006:0017:5
4 00003370 006:001A:1
00003380 006:001A:1
00003390 006:001D:3
00003400 006:001E:5
3 00003410 006:001E:5
PROB(006) IS 0022 LONG

```

```

PROCEDURE SIMEVOL(GF); VALUE GF; INTEGER GF; BEGIN
REAL A,B,A1,B1,X,Y,Z;
FILE SAL(KIND=PRINTER);
LABEL L1;
UNTIL SITUACION=FCN I:=0 STEP 1 UNTIL 1023 DO
WRITE(DISCO,<I4,I4,I10>,GEN,I,PI1);
IF PI1 NEQ 0 THEN IF PI1 NEQ "*" THEN
WRITE(SAL,<X7,I4,X25,I4,X25,I10>,GEN,I,PI1);
IF PI1 EQL "*" THEN WRITE(SAL,<X7,I4,X25,I4,X25,
X7,I4>,GEN,I);
END;

WHILE NOT READ(ENTR,<I4,I6>,I,PI1) DO
WRITE(SAL,"POBLACION INICIAL",X1C,"Y= ",I4,X5,"POB= ",I6>,I,PI1);
WRITE(SAL,<////>,X3,"GENERACION",X17,"POBLACION ESTUDIADA",X17,
"POBLADORES",X5);

GLN:=0; SITUACION;
Z:=24287;
FOR GEN:=0 STEP 1 UNTIL GF DO
BEGIN
WRITE(SAL,<////>);
CALL GEN(GEN);
IF F(Y) NEQ 0 THEN IF F(C) NEQ "*" THEN
GLN;

```

```

2 00003430 003:0007:0
2 SIMEVOL IS SEGMENT 00008
00003440 008:0000:1
00003450 008:0000:1
DATA IS 0004 LONG
00003460 008:0000:1
00003470 008:0000:1
00003480 008:0000:1
00003490 008:0000:1
00003500 008:0000:1
00003510 008:0000:1
00003520 008:0000:1
00003530 008:0000:1
00003540 008:0000:1
00003550 008:0000:1
00003560 008:0000:1
00003570 008:0000:1
00003580 008:000A:2
DATA IS 0004 LONG
00003590 008:001A:5
00003600 008:0016:2
DATA IS 0006 LONG
00003610 008:0019:2
3 00003620 008:004A:0
00003630 008:0042:3
3 00003640 008:0048:0
00003650 008:0048:0
00003660 008:0050:1
00003670 008:0052:1
00003680 008:0055:1
4 00003690 008:0057:2
00003700 008:0058:2

```

```

COMMENT:
E SPECIE Y POBLACION P... POR MUERTE, P=P-MP=P(1-W)=PROB(P,M) (1)
SE REPRODUCE POR INDIVIDUOS POR LO QUE A1=PR=P(1+R)=PROB(P,F)=F (2) SO
LU... QUE SE REPRODUCE... DE LOS A1) QUE SE REPRODUCE... K MUTER... FONDE...
K1=1-A1+R-A1=PR(1+R)=A1(1+R) POR LO QUE A1+R=K MUTER... FONDE...
MUTER... FONDE... I... SE REPRODUCE... PR=K(A1+R)=K... MUTER... FONDE...
LE... DA UN TOTAL DE P*(A1+R)=P(1+R)*K=PROB(P,R)*K (4) INDIVIDUOS
CCMC POBLACION

```

```

X =====> 1
A1:=F(Y);
B1:=M(Y);
P(Y):=PROB(A1,B1);
IF P(Y) LEQ 0 THEN P(Y):="";
X =====>

```

```

X =====> 2
A1:=F(Y);
B1:=M(Y);
A1:=PRGB(A1,B1)-A1;
X =====>

```

```

X =====> 3
B1:=M(Y);
K:=PRGB(A1,B1)-A1;
X =====>

```

```

X =====> 4
A1:=F(Y);
B1:=M(Y);
P(Y):=PRGB(A1,B1)-K;
X =====>

```

```

COMMENT: MUTACION: RETENCION DEL CARACTER MUTANTE PARA CADA INDIVIDUO!

```

```

FOR J:=1 STEP 1 UNTIL K DO
  W:=GIL;
  Z:=TIME(2)+2 MOD 11;
  X:=FA(00P(Z));
  X:=X*100;
  X:=X MOD 10;
  A:=X+10;
  A:=X+11;
  IF A+11=99 THEN A:=X+11 EOL 0 THEN 1 ELSE 0;
  IF A+11=99 THEN A:=X+11;
  G(Y):=G(Y)+1;
ENC;
X=====
LIE;
J:=J+1;
TIME 1024 FC
P(J):=+1 1:= IF G(J) LEQ G THEN (P(J)+G(J)) ELSE P(J);
G(J):=G;
LIE;
SITUACION;
ENC;
END SINEVUI;

```

00003710	0081005	00003710
00003720	0081005	00003720
00003730	0081005	00003730
00003740	0081005	00003740
00003750	0081005	00003750
00003760	0081005	00003760
00003770	0081005	00003770
00003780	0081005	00003780
00003790	0081005	00003790
00003800	0081005	00003800
00003810	0081005	00003810
00003820	0081005	00003820
00003830	0081005	00003830
00003840	0081005	00003840
00003850	0081005	00003850
00003860	0081006	00003860
00003870	0081006	00003870
00003880	0081006	00003880
00003890	0081006	00003890
00003900	0081006	00003900
00003910	0081006	00003910
00003920	0081006	00003920
00003930	0081006	00003930
00003940	0081006	00003940
00003950	0081006	00003950
00003960	0081006	00003960
00003970	0081006	00003970
00003980	0081006	00003980
00003990	0081006	00003990
00004000	0081006	00004000
00004010	0081006	00004010
00004020	0081006	00004020
00004030	0081006	00004030
00004040	0081006	00004040
00004050	0081006	00004050
00004060	0081006	00004060
00004070	0081006	00004070
00004080	0081006	00004080
00004090	0081006	00004090
00004100	0081007	00004100
00004110	0081007	00004110
00004120	0081007	00004120
00004130	0081007	00004130
00004140	0081007	00004140
00004150	0081007	00004150
00004160	0081007	00004160
00004170	0081007	00004170
00004180	0081008	00004180
00004190	0081008	00004190
00004200	0081008	00004200
00004210	0081008	00004210
00004220	0081008	00004220
00004230	0081008	00004230
00004240	0081008	00004240
00004250	0081008	00004250
00004260	0081008	00004260
00004270	0081009	00004270
00004280	0081009	00004280
00004290	0081009	00004290
00004300	0081009	00004300
00004310	0081009	00004310

4131

SIMEVOL(008) IS 00D9 LONG

RLOAD(CE:TR,/*GF);
SIMEVOL(GF);
LOCK (DISC,CRUNCH);
RLOAD(DISCO);
END;

2 00004320 003:0007:0
00004340 003:0011:13
00004350 003:0014:0
00004360 003:0015:2
0.0000(003) IS 0027 LONG
DATA IS 0042 LONG

=====
ERRORS COLLECTED = 0.
SEGMENTS = 12. TOTAL SEGMENT SIZE = 862 WORDS. CORE ESTIMATE = 3290 WORDS. STACK ESTIMATE = 42
LF = 44% CAP. 220.5 MB. 65 DISK SEGMENTS.
LF NAME = (PBA) PANDA7C. 760 CF. PACK.
R TIME = 08.996 SECONDS ELAPSED; 5.775 SECONDS PROCESSING; 2.105 SECONDS I/O.
=====

T A X U

PROGRAM SYMBOLIC: (RFR4)TAX01. ON PACK.

```

BEGIN
FILE 11(PIN=1, FILETYPE=7, TITLE="DISCO/DARWIN."),
CP(VI)=1, AXDECSIZE=30, SAVEFACTOR=10, BLOCKSIZE=360,
TITLE="DISCO/TAX.",
SAL(KIND=PRINTER), ENTHA(KIND=READER);

```

```

ARRAY F[0:1023, 0:2], P, G[0:1023], E[0:1023, 0:2], K1[0:12];
INTEGER I, J, K, GFI, L, GPF;
FOR AT F(14, 14, 10);
LABEL L1, L2, L3, L4;

INTEGER PROCEDURE DIST(I, J); VALUE I, J; INTEGER I, J; BEGIN
INTEGER Y;
DIST:=0;
FOR X:=0 STEP 1 UNTIL 9 DO
IF I+(X+1) < G J+(X+1) THEN
DIST:=**1;
END DIST;

```

```

PROCEDURE CURBUJA(A); ARRAY A[0, 0];
BEGIN
REAL CGTA, J;
LABEL B21;
CGTA:=1023;
FOR I:=0
FOR A[J, 0] STEP 1 UNTIL CGTA-1 DO
BEGIN
REPLACE POINTER(K1[*]) BY POINTER(A[J, *]) FOR 13 WORDS;
REPLACE POINTER(A[J, *]) BY POINTER(A[J+1, *]) FOR 13 WORDS;
REPLACE POINTER(A[J+1, *]) BY POINTER(K1[*]) FOR 13 WORDS;
I:=J;
END;
IF I=CGTA-1 THEN
BEGIN
CGTA:=I;
GO TO B21;
END

```

1	00000010	000:0000:0
	00000010	SEGMENT 00000
	00000020	003:0000:0
	00000030	003:0007:1
	00000040	003:0000:1
	00000050	003:0000:1
	00000060	003:0007:1
	00000070	003:0000:1
	00000080	003:0005:1
	00000090	003:0005:1
	00000100	003:0005:4
	00000110	003:0005:4
	00000120	003:0009:4
	00000130	003:0009:4
2	00000140	SEGMENT 00005
	00000150	005:0000:1
	00000160	005:0005:1
	00000170	005:0008:2
	00000180	005:0008:2
	00000190	005:0009:4
	00000200	003:0009:4
	00000210	003:0009:4
2	00000220	SEGMENT 00006
	00000230	006:0000:1
	00000240	006:0000:1
	00000250	006:0001:1
	00000260	006:0005:4
	00000270	006:0008:4
	00000280	006:0009:1
	00000290	006:000C:1
	00000300	006:0010:0
	00000310	006:0013:2
	00000320	006:0014:1
	00000330	006:0014:4
	00000340	006:0015:2
	00000350	006:0015:5
	00000360	006:0016:4
	00000370	006:0017:1
3	00000380	006:0017:1
	00000390	006:0018:1
	00000400	006:0018:1


```

WRITE(SAL,<I4,X9,"/ CLASIFICACION">,I);
WRITE(SAL,SKIP(1));
WRITE(SAL,<X4X4,X2,"CLASIFICACION",X2,"POBLACIONES ASOCIADAS">);

FOR I:=0 STEP 1 UNTIL I=25 DO
  BEGIN
    CII:=CII+1;
    IF POINT(CII) = 0 THEN
      BEGIN
        K:=I-1;
        WRITE(SAL,////,"TAXON FINAL = ",I4>,K);
        WRITE(CII,"R",R1,I);
        GO TO L3;
      END ELSE
        WRITE(SAL,<CII,I4,X4,I(I4,X4)>,FOR J:=0 STEP 1 UNTIL J=10
          IF POINT(CII,J) = 0 THEN "G" ELSE "A" THEN CII,J);
        FOR
          L1:=L1+1;
          IF L1=1 THEN WRITE(SAL,<"ERROR, K VALES = ",I6>,K) ELSE
            WRITE(SAL,SKIP(1));
          WRITE(SAL,<X4,"GEN/ACT",X2,"TAXON",X18,"POBLACIONES ASOCIADAS">);
          THEN (CII) DO SITUACION(K);
          LUCK(CII,CII);
          LUCK(CII,CII);
          THEN (CII) DO SITUACION(L2);
        END.

```

```

00000900 C03:0078:0
00000901 C03:0084:0
00000902 C03:0088:0
          DATA IS 0023 LONG
00000930 C03:008D:0
00000940 C03:0090:1
2 00000950 C03:0090:1
00000960 C03:0092:1
00000970 C03:0094:4
00000980 C03:0095:1
3 00000990 C03:0097:0
00010000 C03:009E:00
00010010 C03:00A8:0000000000000000
3 00010020 C03:00A8:0000000000000000
00010030 C03:00A8:0000000000000000
00010040 C03:00AF:1
00010050 C03:00BC:0
2 00010060 C03:00C0:0000000000000000
00010070 C03:00C1:0000000000000000
00010080 C03:00CA:0000000000000000
00010090 C03:00CF:0000000000000000
          DATA IS 0023 LONG
00011000 C03:00D4:2
00011100 C03:00DB:1
00011160 C03:00DE:1
00011170 C03:00DE:1
00011180 C03:00DE:1
00011190 C03:00E0:1
R,00010000 IS 0104 LONG
          DATA IS 009F LONG

```

```

=====
PRINTING DETECTED =
SERIALS = 11, TOTAL ELEMENT SIZE = 594 WORDS, CORE ESTIMATE = 2901 WORDS. STACK ESTIMATE = 41
I/O = 114 CARDS, 216 SYNTACTIC ITEMS, 38 EISEN SEGMENTS.
I/O = 114 CARDS, 216 SYNTACTIC ITEMS, 38 EISEN SEGMENTS.
I/O = 114 CARDS, 216 SYNTACTIC ITEMS, 38 EISEN SEGMENTS.
I/O = 114 CARDS, 216 SYNTACTIC ITEMS, 38 EISEN SEGMENTS.
=====
T. 7.487 SECONDS FLASCO? 2.179 SECONDS PROCESSING? 2.478 SECONDS I/O.
=====

```

ANALIZA (J V 2 4) C A N D E / C O D E 7 5 0 = = O N = = P A C K = =

```

BEGIN
FILE D1(KIND=1, FILETYPE=7, TITLE="DISCO/TAX."),
  D2(KIND=1, MAXPECSIZE=30, BLOCKSIZE=360, SAVEFACTOR=10,
  TITLE="PROBERA.1"),
  ENT(KIND=READER),      SAL(KIND=PRINTER);

FORMAT F1(I4,I4,I10);
INTEGER GF,K,A1;
PROCEDURE LLENA(X); VALUE X; INTEGER X; BEGIN
  ARRAY PO(1:X);
  INTEGER I,J,GEN;
  THRU (GF+1) DO
  BEGIN
  THRU X DO READ(D1,F1,GEN,I,PO[I]);
  WRITE(D2,/,GEN,FOR J:=1 STEP 1 UNTIL X DO PO[J]);
  END;
END LLENA;

```

```

00000018 000:000020
B 00000018 SEGMENT 00003
00000018 003:00001
00000018 003:00001 LONG
00000030 003:00001
00000040 003:00001
00000050 003:00001
00000060 003:00001
00000070 003:00001
00000080 003:00001
00000090 003:00001
LLENA IS SEGMENT 00005
00000100 005:00025
00000110 005:00025
00000120 005:00025
00000130 005:00025
00000140 005:00025
00000150 005:00025
00000160 005:00025
00000170 005:00025
00000180 005:00025
00000190 005:00025
LLENA(005) IS 0052 LONG

```

```

PROCEDURE PINTA(A,GF,K,YMAX); VALUE GF,K,YMAX; INTEGER GF,K; REAL YMAX;
  ARRAY A(10,1); BEGIN
  FBCDIC ARRAY P(160,0;132);
  INTEGR I,X,Y; INTEGER J;
  FOR I:=0 STEP 1 UNTIL 60 DO
  BEGIN
  REPLACE P(I,*) BY " " FOR 132;
  REPLACE P(1,0) BY "X" FOR 1;
  END;
  REPLACE P(10,0) BY "X" FOR 132;
  FOR I:=1 STEP 1 UNTIL GF DO
  FOR J:=1 STEP 1 UNTIL K DO
  BEGIN
  X:=I+100/GF;
  Y:=A[I,J]*55/YMAX;
  IF A[I,J] EQ "W" OR P(I,X) EQ "X" THEN
  BEGIN REPLACE P(I,X) BY (J MOD 10) FOR 1 DIGITS;
  END ELSE
  REPLACE P(I,X) BY " " FOR 1;
  END;
  FOR I:=59 STEP =1 UNTIL 0 DO WRITE(SAL,132,P[I,*]);
  END PINTA;

```

```

00000140 003:00001
00000150 003:00001
00000160 003:00001
PINTA IS SEGMENT 00008
00000170 008:00031
00000180 008:00031
00000190 008:00031
00000200 008:00031
00000210 008:00031
00000220 008:00031
00000230 008:00031
00000240 008:00031
00000250 008:00031
00000260 008:00031
00000270 008:00031
00000280 008:00031
00000290 008:00031
00000300 008:00031
00000310 008:00031
00000320 008:00031
00000330 008:00031
00000340 008:00031
00000350 008:00031
PINTA(008) IS 0030 LONG

```

146

```

PROCEDURE RAJA(K ,GF) VALUE K ,GF;
INTEGER I,J,GEN,P;
ARRAY A(0:GF,1:K);
REAL YMAX;
FOR I:=0 STEP 1 UNTIL GF DO
  BEGIN
    READ(D2,/,GEN, FOR J:=1 STEP 1 UNTIL K DO A[GEN,J]);
    FOR J:=1 STEP 1 UNTIL K DO IF A[I,J] .LEQ 0 THEN A[I,J]:=LOG(A[I,J]);
  END;
  YMAX:=0;
  FOR J:=0 STEP 1 UNTIL GF DO
    FOR I:=1 STEP 1 UNTIL K DO
      IF A[I,J] .GT YMAX THEN YMAX:=A[I,J];
    PRINT(A,GF,I,YMAX);
  END RAJA;

```

```

2 00000360 003:0000:1
00000370 003:0000:1
00000380 003:0000:1
2 BAJA IS SEGMENT 00009
00000390 003:0000:1
00000400 003:0000:1
00000410 003:0000:5
00000420 009:0000:2
00000430 009:0000:2
00000440 009:0010:2
3 00000450 009:0020:2
00000460 009:0020:5
00000470 009:0020:3
00000480 009:0020:0
00000490 009:0030:2
00000500 009:0030:2
00000510 009:0030:1
BAJA(009) IS 0040 LOG

```

```

READ(D1,F1,K,GF,A);
LLEN(A);
LOCK(D2); FEWIND(D2);
BAJA(K,GF);
END.

```

```

2 00000520 003:0000:1
00000530 003:0000:2
00000540 003:0000:3
00000550 003:0000:2
00000560 003:0010:0
0.00000570 003:0020:LOG
DATA IS 0020 LOG
00000580 003:0020:LOG

```

```

=====
ERRORS DETECTED = 0
SEGMENTS = 9, TOTAL SEGMENT SIZE = 237 WORDS, CORE ESTIMATE = 2059 WORDS, STACK ESTIMATE = 26
7L = 50 CAPCS, 535 SYNTACTIC ITEMS, 33 DISK SEGMENTS.
IE NAME = (JV04)CANDE/CODL750 DN PACK
IN TIME = 00.216 SECONDS ELAPSED; 2.119 SECONDS PROCESSING; 1.683 SECONDS I/O.
=====

```


10
10
10
10
10
10
10
10

1007
1008
1017
1015
1021
1022
1023

6051
1266-69

GENERACION

TAXON

POBLACIONES ASOCIADAS

5000

5000

7500
2500
5000
2000

1111

5000

9000
3000
7600
2240

5000

5000

10798
13591
2508

5000

5000

12958
5295
17558
2800

5000

5000

15698
5128
26680
3136

5000

5000

18832
6287
40545

BIBLIOGRAFIA

- Mayr, E. Populations, Species and Evolution. Harvard University Press. Cambridge, Mass., 1970.
- Nicol, E. Los principios de la ciencia. Fondo de Cultura Económica. México, 1974.
- Odum, E. P. Ecología 3a. Edición. Edit. Interamericana. México, 1972.
- Platón. Obras completas. Aguilar. Madrid, 1974.
- Raup, D. "Taxonomic survivorship curves and Van Valen's law". Paleobiology 1(1975): 82-96
- Raup, D. y S. Gould "Stochastic simulation and evolution of a morphology: towards a nomothetic paleontology". Syst. Zool. 23-3(1974): 305-322.
- Raup, D., S. Gould, T. Schopf, D. Simberloff "Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity". J. Geol. 81-5(1973): 525-542.
- Raup, D., S. Gould, T. Schopf, D. Simberloff "Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity: a reply" J. Geol. 83 (1975): 126-127.
- Rescigno, A. "The Struggle for life: II. Three competitors". Bull. Math. Bioph. 30(1968): 291-298.
- Rescigno, A. y K. G. Jones "The Struggle for life: III. A predator-prey chain". Bull. Math. Bioph. 34 (1972): 521-532.
- Sánchez Vázquez, A. Filosoffa de la praxis. 3a. Ed. Grijalbo. México. 1973.
- Savage, J. M. Evolución. C.E.C.S.A. México, 1975.
- Schaff, A. Historia y verdad. Grijalbo, colección Teoría y Praxis. México, 1974.
- Smith, J. Maynard Mathematical ideas in Biology. Cambridge University Press, 1974.
- Sneath y Sokal Numerical taxonomy H. Freeman. San Francisco, 1973.

BIBLIOGRAFIA

- Allen, P. M. "Darwinian evolution and a predator-prey ecology". Bull. Math. Biol. 37 (1975): 389-405.
- Armstrong, R. y M. Gilpin "Evolution in a time-varying environment". Science 195 (2-1977): 591-592
- Baker, y Allen Biología e investigación científica. Fondo educativo interamericano. México, 1970.
- Bellman, R. y K. Cooke Modern elementary differential equations. Addison-Wesley. Reading, Mass., 1971.
- Bréhier, R. Historia de la Filosofía Tomo II. Edit. Sudamericana. B. Aires, 1944.
- Cain, A. J. Las especies animales y su evolución. Edit. Labor. Barcelona, 1970.
- Ehrlich, P. y R. Holm Evolution Biocore Unit XXII. McGraw Hill. 1974.
- Frase, A. "Evolution of a genetic conformation".
- Gaos, J. Antología de la Filosofía Griega. El Colegio de México. México.
- Gould, S., D. Raup, J. Sepkoski, T. Schopf, D. Simberloff. "The shape of evolution: a comparison of real and random clades". Paleobiology, 3(1977): 23-40.
- Kitts, D. "Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity: a discussion". J. Geol. 83 (1975): 125-126.
- Kolata, G. B. "Paleobiology: random events over geological time". Science 189 (1975): 625, 626, 660.
- Lenin, V. I. Obras escogidas en doce tomos. Tomo IV. "Materialismo y empiriocriticismo". Edit. Progreso. Moscú, 1976.
- Limoges, C. La selección natural. Edit. Siglo XXI. México, 1976.
- Lotka, A. J. Elements of Mathematical Biology. Dover. N. York, 1956.

Sokal, R. "Numerical Taxonomy". Sc. American, Dic. 1966.

Waddington et. al. Hacia una Biología Teórica. Alianza Editorial.
Madrid, 1976.

Williams, M. "Deducing the consequences of evolution: a mathematical
model". J. Theor. Biol. 29(1970): 343-385.