

INVESTIGACION *y* CIENCIA

DICIEMBRE 2000
800 PTA. 4,81 EURO

Edición española de
**SCIENTIFIC
AMERICAN**

CI RUGIA POR ROBOT

a corazón abierto

INFORME ESPECIAL:
**Presente y futuro
de Internet**



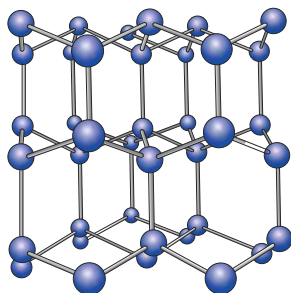
SECCIONES

3
HACE...
50, 100 y 150 años.

28
PERFILES
Alan R. Rabinowitz:
Salvad los muntjacs.



30
CIENCIA Y SOCIEDAD
Regulación génica.
Factores nucleares
hepatocíticos...
El combustible nuclear...
Agua. El enlace
de hidrógeno.



36
DE CERCA
Ciliados marinos.



61 INTERNET INALÁMBRICA



Internet en sus manos

Fiona Harvey

Para crear una red Internet inalámbrica, los ingenieros construyen redes capaces de cursar ingentes volúmenes de datos y aparatos móviles que puedan explotar todos los recursos de la red Internet actual.

62

Promesas y riesgos del WAP

Karen J. Bannan

El Protocolo de Aplicaciones Inalámbricas (WAP) permite que los teléfonos celulares se conecten a Internet, si bien esta técnica entraña graves limitaciones.

68

El futuro ha llegado. ¿O tal vez no?

David Wilson

¿Cómo se popularizarán los teléfonos de Internet con lo que cuesta enviar un correo electrónico?

72

El salto de la tercera generación

Leander Kahney

¿Qué técnicas radioeléctricas en banda ancha facilitarán el acceso a la Red desde una mesa de despacho?

74



La evolución biológica, su ritmo y predicción

Antoni Prevosti y Lluís Serra

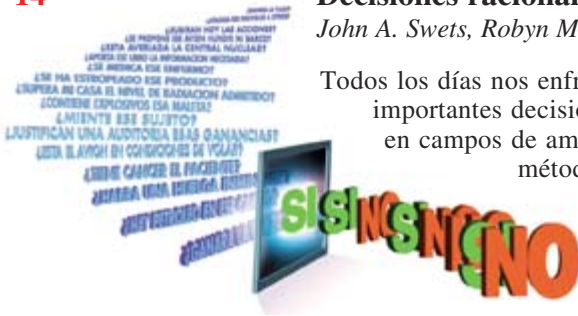
La evolución puede ser muy rápida y la trayectoria seguida, repetirse. Nos lo demuestran las clinas, que nos permiten predecir las respuestas adaptativas ante perturbaciones naturales o antropogénicas.

14

Decisiones racionales

John A. Swets, Robyn M. Dawes, John Monahan

Todos los días nos enfrentamos a complejas e importantes decisiones de tipo dicotómico (sí/no) en campos de amplia repercusión social. Ciertos métodos estadísticos que identifican la mejor opción pueden ayudar a mejorar drásticamente los resultados.



20 **Corredor de homínidos en África sudoriental**

Friedemann Schrenk y Timothy G. Bromage

Entre dos importantes yacimientos muy distantes entre sí se abre una ventana que permite reconocer la ruta seguida por los homínidos africanos y arroja luz sobre su movilidad.



38



Cirugía cardíaca avanzada

Cornelius Borst

Entre las intervenciones más frecuentes para salvar una vida destaca la colocación de un puente entre las coronarias. Pero la dependencia de la máquina corazón-pulmón comporta numerosos riesgos, que se diluyen con las nuevas técnicas explicadas por el autor.

44 **El poder de los memes**

Susan Blackmore

Para la autora, la principal influencia en la evolución humana proviene de nuestra tendencia a la imitación, de los memes.

Defienden un punto de vista opuesto Lee Alan Dugatkin, Robert Boyd y Peter J. Richerson, y Henry Plotkin



54



Descubrimiento de los colorantes sintéticos

Georges Bram, Nguyễn Trong Anh

Hoy como ayer, los cambios técnicos se producen con notable rapidez. Ciertos avances de la química desempeñaron, tiempo atrás, una función crucial. En sólo unos años la revolución de los colorantes sintéticos acabó con las tinturas naturales.

SECCIONES

78

TALLER Y LABORATORIO

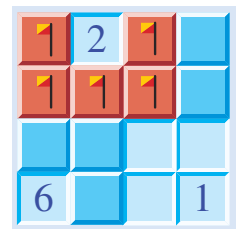
Balanza de alta precisión, por Shawn Carlson



80

JUEGOS MATEMÁTICOS

Un buscaminas de un millón de dólares, por Ian Stewart



82

NEXOS

Y subiendo, por James Burke

84

LIBROS

De la *Naturphilosophie* a Darwin... Mecánica cuántica... Medicina universitaria española.



90

IDEAS APLICADAS

Lentes de contacto, por Naomi Lubick

92

INDICE ANUAL



Portada: Slim Films

PROCEDENCIA DE LAS ILUSTRACIONES

Página	Fuente
5-11	Antoni Prevosti y Lluís Serra
14	Slim Films
16-18	Jennifer Johansen
19	Cortesía de Tak Architects, Yanagisawa, Tokio
20	F. Schrenk (<i>izquierda</i>); Bundesanstalt für Geowissenschaften (<i>derecha</i>)
21	Wildlife Art, Schnaubelt & N. Kieser/Sina Althöfer, Hessisches Landesmuseum Darmstadt (<i>izquierda</i>); T. Ernsting/Bilderberg (<i>derecha</i>)
22	O. Sandrock (<i>izquierda y derecha</i>); T. Ernsting/Bilderberg (<i>centro</i>)
23	F. Schrenk, Spektrum der Wissenschaft (<i>arriba</i>); Kurt Alt y T. Ernsting (<i>abajo</i>)
24	O. Sandrock, SdW
25	F. Schrenk, SdW
26	F. Schrenk/Wildlife Art, W. Schnaubelt & N. Kieser, Hessisches Landesmuseum Darmstadt/NASA
27	Marisa Blume, SdW
38-39	Owen Franken <i>Corbis</i>
40-41	Carol Donner (<i>dibujos</i>); Chris Timmers (<i>fotografía</i>)
42	Peter Menzel (<i>arriba</i>); Intuitive Surgical (<i>abajo</i>)
43	Peter Menzel
44-49	Dusan Petricic
50	Nobuyuki Nishitani y Riitta Hari
51-52	Dusan Petricic
53	Mary Ann Chastain
54	©Fotogr. Musée de l'Armée, París
55	BASF
56	Museo del Color, Bradford (<i>arriba</i>); Biblioteca de la Opera (<i>abajo</i>)
57	Pour la Science (<i>arriba</i>); D. R. (<i>abajo</i>)
58-59	Pour la Science
61	Kaku Kurita (<i>arriba</i>); XPlane (<i>abajo</i>)
62-63	XPlane
64-65	Cortesía de Lernout & Hauspie y Nokia
66-67	XPlane (<i>ilustración</i>); Jennifer Johansen (<i>gráficas</i>)
68-70	XPlane
71	Jennifer Johansen
72	XPlane
73	XPlane, fuentes: International Telecommunications Union, European Commission, eMarketer y agencias nacionales
74-77	XPlane
78-79	Daniels & Daniels
80-81	Bryan Christie
82	Patricia J. Wynne
90-91	Bryan Christie

COLABORADORES DE ESTE NUMERO

Asesoramiento y traducción:

José M.ª Valderas Martínez: *Decisiones racionales y Nexos*; Francesc Asensi: *Corredor de homínidos en África sudoriental*; Esteban Santiago: *Cirugía cardíaca avanzada*; Marián Carretero: *El poder de los memes*; Agustí Nieto Galán: *Descubrimiento de los colorantes sintéticos*; Luis Bou: *Juegos matemáticos*; Angel Garcimartín: *Perfiles*; J. Vilardell: *Hace..., Taller y laboratorio e Ideas aplicadas*

Ciencia y sociedad:

Juan Pedro Campos: *Agua. El enlace de hidrógeno*

INVESTIGACION Y CIENCIA

DIRECTOR GENERAL Francisco Gracia Guillén

EDICIONES José María Valderas, *director*

ADMINISTRACIÓN Pilar Bronchal, *directora*

PRODUCCIÓN M.ª Cruz Iglesias Capón

Bernat Peso Infante

SECRETARÍA Purificación Mayoral Martínez

EDITA Prensa Científica, S. A. Muntaner, 339 pral. 1.ª – 08021 Barcelona (España)

Teléfono 93 414 33 44 Telefax 93 414 54 13

SCIENTIFIC AMERICAN

EDITOR IN CHIEF John Rennie

MANAGING EDITOR Michelle Press

ASSISTANT MANAGING EDITOR Ricki L. Rusting

NEWS EDITOR Philip M. Yam

SPECIAL PROJECTS EDITOR Gary Stix

ON-LINE EDITOR Kristin Leutwyler

SENIOR WRITER W. Wayt Gibbs

EDITORS Mark Alpert, Carol Ezzell, Steve Mirsky, Madhusree Mukerjee,

George Musser, Sasha Nemecek, Sarah Simpson y Glenn Zorpette

PRODUCTION William Sherman

VICE PRESIDENT AND MANAGING DIRECTOR, INTERNATIONAL Charles McCullagh

PRESIDENT AND CHIEF EXECUTIVE OFFICER Gretchen G. Teichgraber

CHAIRMAN Rolf Grisebach

SUSCRIPCIONES

Prensa Científica S. A.
Muntaner, 339 pral. 1.ª
08021 Barcelona (España)
Teléfono 93 414 33 44
Fax 93 414 54 13

Precios de suscripción:

	Un año	Dos años
España	8.800 pta. 52,89 euro	16.000 pta. 96,16 euro
Extranjero	11.500 pta. 69,12 euro	21.500 pta. 129,22 euro

Ejemplares sueltos:

Ordinario: 800 pta. 4,81 euro
Extraordinario: 1.000 pta. 6,01 euro

—El precio de los ejemplares atrasados es el mismo que el de los actuales.

DISTRIBUCION

para España:

LOGISTA, S. A.
Aragoneses, 18 (Pol. Ind. Alcobendas)
28108 Alcobendas (Madrid)
Tel. 91 484 39 00

para los restantes países:

Prensa Científica, S. A.
Muntaner, 339 pral. 1.ª – 08021 Barcelona
Teléfono 93 414 33 44

PUBLICIDAD

GM Publicidad
Francisca Martínez Soriano
Menorca, 8, semisótano, centro, izquierda.
28009 Madrid
Tel. 91 409 70 45 – Fax 91 409 70 46

Cataluña y Baleares:

Miguel Munill
Muntaner, 339 pral. 1.ª
08021 Barcelona
Tel. 93 321 21 14
Fax 93 414 54 13

Difusión controlada 

Copyright © 2000 Scientific American Inc., 415 Madison Av., New York N. Y. 10017.

Copyright © 2000 Prensa Científica S.A. Muntaner, 339 pral. 1.ª 08021 Barcelona (España)

Reservados todos los derechos. Prohibida la reproducción en todo o en parte por ningún medio mecánico, fotográfico o electrónico, así como cualquier clase de copia, reproducción, registro o transmisión para uso público o privado, sin la previa autorización escrita del editor de la revista. El nombre y la marca comercial SCIENTIFIC AMERICAN, así como el logotipo correspondiente, son propiedad exclusiva de Scientific American, Inc., con cuya licencia se utilizan aquí.

ISSN 0210136X Dep. legal: B. 38.999 – 76

Filmación y fotogramas reproducidos por Dos Digital, Zamora, 46-48, 6ª planta, 3ª puerta - 08005 Barcelona
Imprime Rotocayfo-Quebecor, S.A. Ctra. de Caldes, km 3 - 08130 Santa Perpètua de Mogoda (Barcelona)

Printed in Spain - Impreso en España

HACE...

...cincuenta años

TELEVISIÓN EN COLOR. «La Comisión Federal de Comunicaciones ha adoptado por fin el sistema de televisión en color propuesto por la Columbia Broadcasting System. El sistema de “campo secuencial” dispone de unos filtros de color montados sobre un rodete giratorio situado delante de las cámaras, los cuales descomponen la imagen en sus tres colores primarios. En el receptor esas imágenes se reproducen sobre la pantalla de un tubo y el color se recupera merced a otro rodete de filtros sincronizado con el de la cámara. La imagen de la CBS no pueden recibirla en blanco y negro los ocho millones de televisores cuya existencia se estima, a menos que sean equipados con un “adaptador”.» [Nota de la Redacción: *La falta de interés público en este sistema de tuvo las emisiones en color al cabo de pocos meses.*]

PELIGROSA ESTRATOSFERA. «Cuando se hagan realidad los vuelos intercontinentales a través de la estratosfera, habrá que tener en cuenta el riesgo de la radiación cósmica, cuya intensidad aumenta con la altitud. Hermann J. Shaefer, de la Escuela Naval de Medicina Aeronáutica, en Pensacola (Florida), estima que a 21.000 metros la radiación cósmica es de 15 miliröntgens diarios, muy por encima de lo establecido por la Comisión de Energía Atómica en su norma de seguridad en la exposición a las radiaciones. Tales dosis no causan daños fisiológicos apreciables. “Pero”, afirma Shaefer, “la perspectiva de que el futuro tráfico aéreo comercial se efectúe a esas altitudes y de que un porcentaje creciente de la población se exponga a tales dosis es negativo desde un punto de vista genético.”»

TERAPIA DE GRUPO. «Del tronco principal del psicoanálisis han brotado un conjunto de métodos de tratamiento. Uno de ellos es la psicoterapia de grupo, en el que éste constituye un elemento importante del proceso terapéutico. En una de las formas de tratamiento, la tera-

pia de grupo (véase la figura), se pone el acento en las entrevistas y la discusión. Cada grupo se compone de pacientes afectados de los mismos síndromes psicológicos generales. Cuando los egos y superegos de los pacientes bajan sus defensas, los individuos revelan sin dificultad sus problemas más íntimos y parecen liberarse casi por completo de lo que suele conocerse como “consciencia del yo”. El método se sigue actualmente en muchos lugares de este país y del extranjero.»

...cien años

LA POBLACIÓN EN EL AÑO 3000. «La fórmula que cuadra el crecimiento de la población de EE.UU. entre 1790 y 1890 es la base más verosímil para predecir la población futura, contando, por supuesto, con que se mantengan las mismas condiciones generales que en el pasado. Una variación marcada en la tasa de natalidad o una hambruna generali-

zada evidenciarían notables discrepancias. Hacia el año 2000 la población de EE.UU. (excluidos Alaska y los indios de las reservas) habrá crecido hasta 385.000.000, mientras que, de continuar la misma tasa de crecimiento durante mil años, la cifra alcanzaría un enorme total de 41.000.000.000.» —H. S. Pritchett, presidente del Instituto de Tecnología de Massachusetts.

...ciento cincuenta años

SALCHICHAS TÓXICAS. «Las salchichas alemanas se hacen de sangre, sesos, hígado, carne de cerdo, etc., los cuales, con especias, se embuchan en el interior de tripas, se cuecen y se ahúman. Si el ahumado es deficiente, las salchichas fermentan, se ablandan y palidecen levemente por el centro, estado en el que causan, a quienes las ingieren, un conjunto de alteraciones extraordinarias seguidas de muerte. El poder tóxico de las salchichas en fermentación depende, primero, del estado de movimiento o transposición de los átomos de las sustancias orgánicas que contienen y, segundo, de que esas moléculas en movimiento puedan comunicar su movimiento a los elementos de la sangre y los tejidos de quienes las comieron, un estado de disolución análogo al de ellas. Las sustancias orgánicas se hacen inocuas cuando cesa la fermentación; por consiguiente, cocer las salchichas las reconstituye, y también el remojo en alcohol.»

MONTÍCULOS INDIOS DE CONCHAS. «En las proximidades de Mobile (Alabama) son muy corrientes, y realmente admirables, los bancos de conchas. Un poco más allá de la ciudad hay un enorme banco de conchas de bivalvo, de algo más de siete metros y medio de hondo, donde se han hallado restos de útiles de cocina evidentemente de origen indio. Las gentes del sur construían unos caminos excelentes con esas conchas. En la bahía de Bonne Secour hay un gran cerro de conchas de otras, de unos veinte metros de altura, del que ya se han obtenido considerables cantidades de cal.»



Terapia de grupo analítica, 1950

La evolución biológica, su ritmo y predicción

La evolución puede ser muy rápida y la trayectoria seguida, repetirse. Nos lo demuestran las clinas, que nos permiten predecir las respuestas adaptativas ante perturbaciones naturales o antropogénicas

Antoni Prevosti y Lluís Serra

La selección natural, mecanismo motor de la evolución biológica, se basa en la reproducción diferencial de los individuos integrantes de una población. Débese tal disparidad en el éxito reproductor a la distinta capacidad de los componentes de la población para sobrevivir y perpetuarse. El origen de esas diferencias se halla en las mutaciones, que son cambios originados de forma aleatoria en el genoma. Mutaciones producidas, además, por causas independientes del efecto ejercido en las características de los organismos. Porque existe plena independencia entre las causas y los efectos de las mutaciones decimos que éstas son aleatorias.

Las variaciones a que las mutaciones dan lugar se inscriben en una triple categoría, a saber, deletéreas, beneficiosas o neutras. Llamamos deletéreas a las variaciones —y por ende a las mutaciones causantes de las mismas— que merman la capacidad de supervivencia o de reproducción de los organismos donde se manifiestan. Cuando tal ocurre, lo

más probable es que la selección acabe por eliminarlas, pues sus portadores tendrán menos posibilidades de dejar descendientes que los demás organismos de su población. Son neutras las variaciones que ni aumentan ni disminuyen la probabilidad de supervivencia y reproducción de sus portadores. En este caso, su destino final depende del azar, que las eliminará de la población donde han aparecido o las fijará en ella. Las variaciones que reportan un efecto beneficioso para los organismos constituyen la materia prima de la evolución por selección natural. Tales mutaciones incrementan la probabilidad procreadora de sus portadores, lo que significa que las características resultantes aumentan su frecuencia y pueden llegar a fijarse en la población.

Sin la selección natural no podríamos entender la evolución biológica. Da cuenta de la función que cumplen numerosas propiedades de la evolución. Impulsados por la selección, los organismos establecen relaciones con el ambiente donde viven, propicias para su supervivencia, y adquieren, además, una organización interna de suerte tal, que las funciones específicas de los miembros componentes se integran y forman un sistema eficaz. Las características de la evolución por selección natural, en la que se originan propiedades útiles para los organismos mediante cambios aleatorios, pueden compararse a un proceso de adquisición de conocimientos por tanteo. Si ahondamos más, y recordamos el paralelismo entre las características de los sistemas vivos y las de un

sistema informático, la comparación de la evolución por selección natural con un proceso de adquisición de conocimientos por tanteo podría llevarse más allá de la pura analogía. Cabría afirmar que la evolución por selección natural es un proceso de adquisición de conocimientos por tanteo.

Aunque la exposición teórica de la evolución por selección natural resulta clara y bastante sencilla, el estudio de la misma en la naturaleza presenta considerables dificultades. En general, cuesta obtener, por investigación directa de las poblaciones naturales, toda la información necesaria para interpretar el origen de la notable variabilidad que éstas suelen mostrar. Pero se están dando pasos en el camino de la superación de tales obstáculos. En ese contexto, el ejemplo que motiva nuestro artículo —la colonización de América por *Drosophila subobscura*— reviste especial interés. Se trata, en efecto, de la observación directa de un proceso evolutivo actuante.

Intensidad de la selección

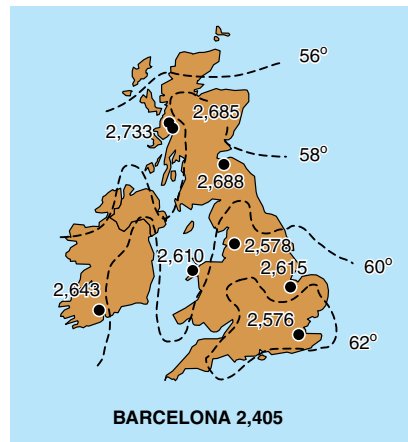
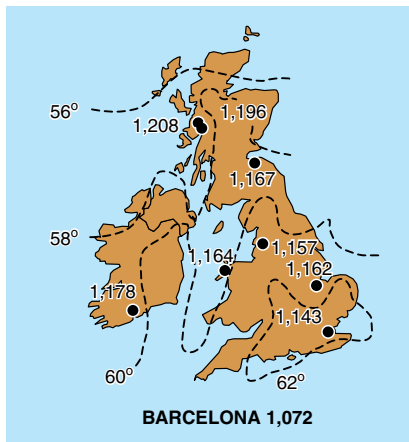
La intensidad de la selección, es decir, la dispar eficacia biológica de los distintos genotipos o fenotipos de una misma especie (polimorfismo), puede estimarse de modos diversos. En algunas especies polimórficas, la frecuencia de cada tipo depende de la situación geográfica de las poblaciones estudiadas. Se observa a veces que la frecuencia de un tipo incrementa de manera gradual en una dirección determinada. Lo vemos corroborado en el págallo

ANTONI PREVOSTI y LLUIS SERRA vienen investigando desde hace años las clinas y otros procesos asociados a la selección natural. Prevosti actualmente es catedrático emérito de genética de la Universidad de Barcelona, habiendo sido el primer catedrático de genética de la universidad española. Serra, que fue vicerrector de la Universidad de Barcelona, es catedrático de genética en la misma.



1. COLONIZACION RECIENTE de América por *Drosophila subobscura*, una especie europea. Aunque se desconoce todavía cuál pudo ser la población originaria, los autores y sus colegas han demostrado que las poblaciones de Norteamérica y de Sudamérica proceden de la misma muestra inicial de colonizadores; dicho de otro modo, ambos procesos de colonización no son independientes. En Europa se da una clina latitudinal del tamaño corporal de los individuos: el tamaño de las moscas incrementa con la latitud. Existían indicios que hacían suponer una clina latitudinal para el tamaño en las poblaciones colonizadoras de Norteamérica, equivalente a la europea. La presunción se ha convertido en realidad observada. De lo que se desprende, además, la rápida adaptación a escala intercontinental y el carácter predecible de las trayectorias evolutivas. La investigación se ha centrado ahora en la búsqueda de una clina similar del tamaño en las poblaciones colonizadoras de Sudamérica.





2. DIMENSIONES DEL ALA (anchura y longitud) de ocho poblaciones británicas y una de Barcelona de *Drosophila subobscura*, en relación con la isoterma de julio de las Islas Británicas. Se observa que las dimensiones del ala disminuyen en las islas Británicas de acuerdo con la distribución geográfica. La muestra de Barcelona posee unas medias muy inferiores a los valores mínimos de las poblaciones británicas. Esta relación entre un factor climático de la importancia de la temperatura y el tamaño del ala (que guarda una estrecha correlación con el tamaño del cuerpo) sugiere que dicho carácter tiene un valor adaptativo. En la figura de la izquierda se dan los valores, en milímetros, de la anchura del ala, y en la de la derecha, los de la longitud. Los grados se dan en la escala Fahrenheit.

parásito (*Stercorarius parasiticus*), del que existen dos formas, una clara y otra oscura. La frecuencia de la forma clara pasa gradualmente de un 25 % a un 75 % a medida que nos aproximamos al polo norte. Julian Huxley denominó clinas a dichas gradaciones geográficas de caracteres fenotípicos.

Estas gradaciones pueden producirse por un efecto histórico, es decir, por migración de distintos individuos a partir del centro de origen de un gen. Así ha ocurrido, según parece, con la frecuencia del grupo sanguíneo B de la especie humana, clina cuyo máximo se encuentra en Asia central. En otras ocasiones, las clinas proporcionan información sobre la intensidad de la selección natural. Pensemos, por ejemplo, en el incremento de la coloración de la piel conforme nos acercamos a los trópicos. La clina en cuestión puede estar causada por la selección natural, debido al efecto protector de la pigmentación frente a la radiación solar. Dicho de una manera general, la clina puede estar determinada por la selección, que privilegia un fenotipo o genotipo en una parte del hábitat de una especie y favorece otros fenotipos o genotipos en otras partes de su área de distribución.

El estudio de las clinas constituye uno de los métodos para descubrir la acción de la selección en las poblaciones naturales. La variación geo-

gráfica de la selección comporta una correlación entre los caracteres y sus factores selectivos. Podemos también conocer la existencia de selección en las poblaciones naturales mediante la comparación de caracteres entre especies simpátricas (especies que conviven en una misma área por ser compatibles en sus exigencias bióticas), estrechamente emparentadas. Es probable que los caracteres homólogos de las especies simpátricas estén afectados por los mismos tipos de selección. Si las especies no compiten, es de esperar que exista una correlación entre las distribuciones de los caracteres homólogos. Si lo hacen, se producirá un desplazamiento de los caracteres. En el primer caso se espera que sus caracteres homólogos respondan de la misma manera frente al ambiente común, lo que da lugar a una variación geográfica similar y paralela. Esto origina fuertes correlaciones entre especies respecto a toda una serie de caracteres. La similitud de respuesta depende del grado de homología de los caracteres de las especies comparadas.

Tasas evolutivas

¿A qué velocidad se produce el proceso evolutivo en la naturaleza? Las afirmaciones relativas a la rapidez de la evolución carecen de sentido si no se acota el tér-

mino “rapidez”. El ritmo de la evolución debe cuantificarse. John Haldane propuso el “darwin” como unidad de medida, utilizada por numerosos autores para comparar las tasas evolutivas de una amplia variedad de taxones, sobre todo de organismos fósiles. Se emplea también en el debate en torno a la compatibilidad de la microevolución (evolución intraespecífica o intrapoblacional) con la macroevolución (evolución transespecífica). No cabe duda de que, en el futuro, una de las aplicaciones del cálculo de las tasas evolutivas será la determinación del impacto potencial de las alteraciones ambientales producidas por el hombre. Importará, en particular, averiguar si las poblaciones o especies pueden responder con la celeridad necesaria a los cambios de las presiones selectivas para evitar su extinción. Los intervalos de tiempo considerados en el marco de la microevolución oscilan entre una generación y muchos miles de años. Aquí nos centraremos en procesos microevolutivos que han tenido lugar en épocas recientes y a pequeña escala (menor que unos centenares de años), un área de investigación en creciente desarrollo. A ese tipo de microevolución se la denomina “contemporánea”.

La investigación puede optar por comparar los valores de los caracteres de una misma población en distintos períodos de tiempo (“estudio alocrónico”) o centrarse en la comparación de poblaciones actuales con un antepasado remoto común (“estudio sincrónico”). Los métodos alocrónicos resultan apropiados para inferir las tasas evolutivas. Durante más de 25 años los Grant estudiaron el tamaño del cuerpo y del pico de los pinzones de las islas Galápagos. El archipiélago sufrió una intensa sequía, entre 1976 y 1977, que redujo la abundancia de semillas pequeñas y blandas; la selección natural operó entonces favoreciendo a los pinzones con picos grandes, con el consiguiente incremento del tamaño promedio de estos caracteres. En 1983, como resultado de un episodio de El Niño, se dio un promedio de precipitación 10 veces mayor al máximo de los registros anteriores, que trajo consigo una gran abundancia de semillas pequeñas y blandas; la selección primó en esta ocasión a los pájaros con picos pequeños. Resultado de ello, el tamaño del cuerpo y del pico volvió a disminuir rápidamente hasta los niveles anteriores a 1976.

Ritmo y predicción

Además de la cuestión sobre las tasas de evolución, cabe preguntarse hasta qué punto las trayectorias evolutivas son *predecibles* o son idiosincrásicas. Obtener datos sobre esos dos puntos resulta fundamental para *predecir* las respuestas evolutivas frente a causas naturales o frente a perturbaciones del entorno producidas por el hombre. Los investigadores, que acostumbran calcular las tasas de evolución ciñéndose a los cambios fenotípicos que se manifiestan en poblaciones locales a lo largo del tiempo, raramente analizan el fenómeno a escala continental. Para determinar el carácter predecible de las trayectorias evolutivas, observan si las poblaciones replicadas presentan respuestas convergentes. Ahora bien, las especies de introducción reciente en un nuevo hábitat y que colonizan con suma presteza grandes áreas ofrecen una oportunidad única para estudiar tanto la velocidad de la evolución como el carácter predecible de su trayectoria. Dicho de otro modo, la rapidez y la predicción del curso evolutivo quedan demostrados si las poblaciones introducidas desarrollan prontamente clinas que convergen con las existentes en las poblaciones ancestrales. Pero, ¿cómo encontrar respaldo observacional a ese guión teórico?

Los autores y otros colegas suyos han hallado un candidato ideal para ese tipo de estudios. Se trata de la especie *Drosophila subobscura*, originaria de la región paleártica, que ha colonizado recientemente extensas zonas del continente americano. La especie se observó primero en América del Sur, en Puerto Montt (Chile). Ocurrió en febrero de 1978. Hoy, su área de distribución en Sudamérica abarca desde 29° hasta 53° S y del Pacífico al Atlántico; según parece, no ha arraigado en zonas más meridionales. En Norteamérica, la especie se detectó por primera vez en 1982, en Port Townsend (48° N), situado en la costa norte del estado de Washington. La mosca despliega su área de distribución desde Port Hardy (Columbia Británica) hasta Ojai

(100 km al noreste de Los Angeles). Con exactitud, no se conoce todavía su límite oriental de distribución en América del Norte. Lo mismo en Norteamérica que en Sudamérica *D. subobscura* ha prosperado mucho en amplias zonas de su área de distribución.

Esos dos episodios de colonización, casi simultáneos, ofrecen una oportunidad excepcional para llevar a cabo estudios evolutivos. Hasta ahora no se había podido investigar ningún proceso de colonización desde su inicio y, además, con dos réplicas a escala continental. Entre otros aspectos de interés, el proceso ha puesto de manifiesto el carácter adaptativo del polimorfismo cromosómico para inversiones de esta mosca y de los genes que controlan su tamaño corporal. Y lo que encierra no menor calado teórico, se han podido cuantificar las tasas evolutivas del proceso y analizado el carácter predecible o contingente de las trayectorias evolutivas.

Polimorfismo cromosómico: clinas y adaptación

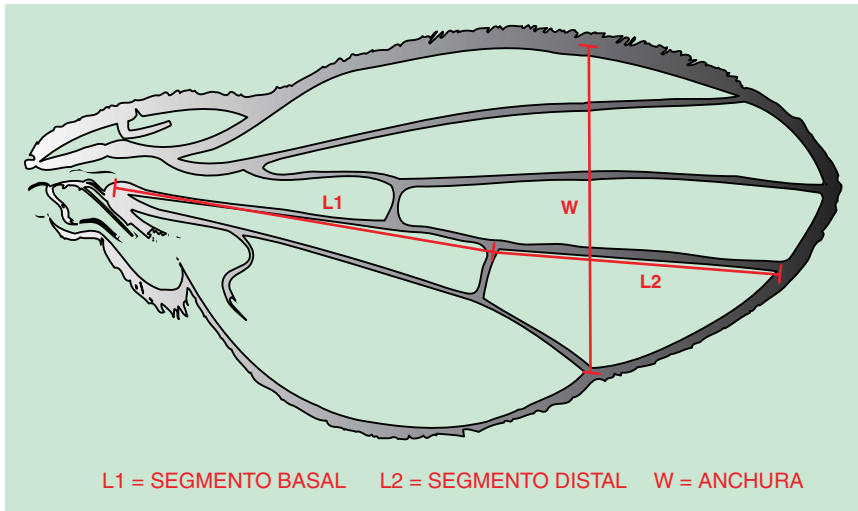
Desde un punto de vista genético, *D. subobscura* se caracteriza por sus numerosas inversiones cromosómicas. El cariotipo de la especie

consta de cinco pares de cromosomas acrocéntricos (con un brazo largo y otro muy corto) y un par de cromosomas puntiformes. Los acrocéntricos presentan polimorfismo por inversiones. Como casi no se detecta recombinación en los heterocariotipos (cuyos cromosomas homólogos son portadores de inversiones diferentes), los genes contenidos en dichas inversiones suelen estar coadaptados. La coadaptación define el proceso por el que varios genes que interactúan de forma favorable se acumulan en el acervo génico de la población.

En *D. subobscura*, cada ordenación cromosómica actúa como un supergén, lo que confiere a los individuos una notable flexibilidad adaptativa. Para cada tipo de ambiente, dentro de los intervalos tolerados por la especie, existiría, en principio, un subconjunto idóneo de ordenaciones cromosómicas que maximizaría la capacidad de adaptación de los individuos de la población a dicho entorno. De manera que, en el caso de *D. subobscura*, el polimorfismo cromosómico por inversiones constituiría un mecanismo genético de adaptación rápida al ambiente. Por otro lado, la capacidad reproductora de la especie no



3. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA de las poblaciones europeas de *Drosophila subobscura* y *Drosophila obscura* analizadas para estudiar la clina respecto al tamaño general del cuerpo. Los círculos azules corresponden a las poblaciones de *obscura* y los rojos a las poblaciones de *subobscura*.



4. MEDIDAS DEL ALA analizadas en las poblaciones europeas de *Drosophila subobscura* y *Drosophila obscura* y en las poblaciones colonizadoras de *D. subobscura*.

se ve mermada por la existencia de un grado de polimorfismo tan elevado. En *Drosophila*, los núcleos que contienen cromosomas resultantes de un entrecruzamiento en la región de la inversión, en los heterocariotipos, no forman parte del núcleo del oocito; además, en los machos no existe recombinación.

Las primeras gradaciones o clinas detectadas en las poblaciones colonizadoras de América de *Drosophila subobscura*, convergentes con las existentes en la región paleártica de origen, corresponden a las frecuencias de determinadas ordenaciones cromosómicas. El análisis de las frecuencias de ordenaciones cromosó-

micas en las poblaciones colonizadoras de América ha permitido demostrar el carácter adaptativo del polimorfismo observado. En un primer trabajo se detectaron ya clinas latitudinales significativas de las frecuencias de determinadas ordenaciones cromosómicas en nueve poblaciones chilenas. Se comprobó que esas clinas guardaban estrecho parecido con las existentes en Europa. Observación que, por sí sola, constituía ya un sólido respaldo a la tesis del carácter adaptativo de las clinas y, por tanto, de que éstas eran consecuencia de la selección natural. Algunos autores sostenían que las clinas latitudinales de Europa obedecían quizás a factores históricos, combinados con la migración y el flujo genético. Pero la similitud entre éstas y las clinas observadas en las poblaciones coloni-

Las unidades de la evolución

La estima de una tasa de evolución halla su equivalente mecánico en el cálculo de la pendiente de una recta de regresión de los valores del carácter en función del tiempo. Hace más de 50 años, John Haldane, especulando en torno a posibles unidades para cuantificar las tasas de evolución, ideó el "darwin", equivalente ahora a una milésima de variación del promedio de un carácter en mil años. ¿Cómo se obtiene?

Supongamos que en el tiempo t la longitud promedio de una estructura ha incrementado desde el valor x_1 al valor x_2 ; entonces, el valor promedio de la tasa de cambio proporcional,

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt}$$

es decir

$$\frac{d}{dt} (\ln x)$$

es

$$\frac{\ln x_2 - \ln x_1}{t}$$

Así, para estimar una tasa evolutiva en darwin basta con tomar el logaritmo natural (ln) del valor del carácter en un momento determinado (o en una población determinada), restarle el logaritmo natural del valor del mismo carácter en otro momento en el pasado (o en otra población) y dividir el resultado por el valor del tiempo en millones de años. Por ejemplo, si la longitud de un diente se dobla en un período de 10

millones de años, entonces el logaritmo natural incrementa en 0,693 y su longitud promedio incrementa según un factor de $1 + 0,693 \times 10^{-7}$. El valor 7×10^{-8} puede considerarse como una medida de la tasa evolutiva de este carácter.

Otra unidad avanzada por Haldane tiene en cuenta la cantidad de variación del carácter. En este caso, la magnitud del cambio se divide por la cantidad de variación del carácter. A esa unidad Gingerich la denominó "haldane", que se define mediante la siguiente expresión:

$$h = \frac{\frac{x_2}{S_p} - \frac{x_1}{S_p}}{g}$$

donde x_2 y x_1 representan los valores medios del carácter en cada una de las dos poblaciones (modelo sincrónico) o en una población en dos períodos diferentes (modelo alocrónico); s_p se define mediante:

$$S_p^2 = \frac{SS_1 + SS_2}{n_1 + n_2 - 2}$$

donde SS_1 y SS_2 son las sumas de cuadrados, n_1 y n_2 los tamaños muestrales y g es el número de generaciones que separan a las poblaciones o las muestras.

En muchos caracteres, especialmente los morfológicos, las desviaciones típicas incrementan con la media (el coeficiente de variación se mantiene relativamente constante). Los datos deben transformarse tomando logaritmos naturales.

zadoras pone en difícil aprieto esa hipótesis.

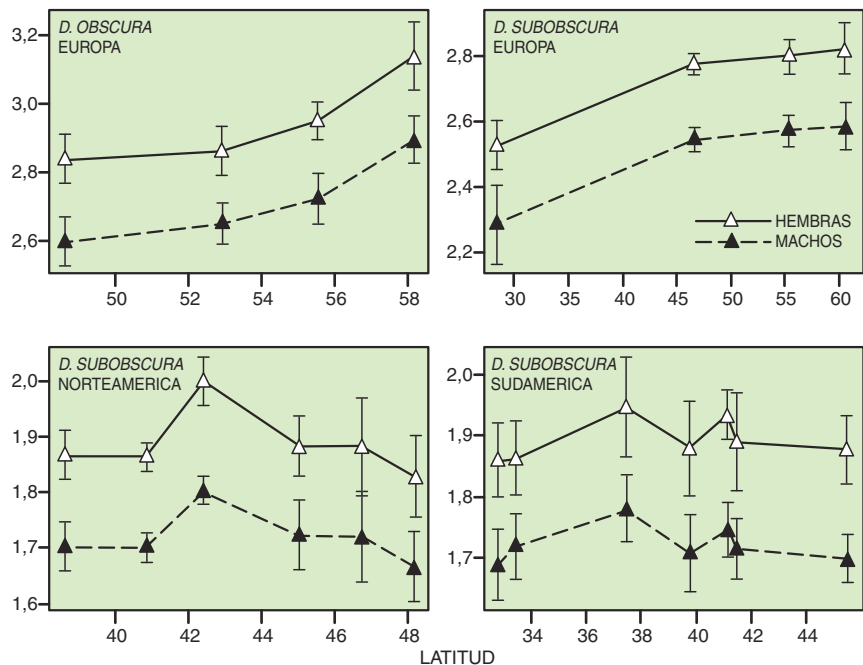
Los datos del polimorfismo cromosómico de las poblaciones chilenas indican que la respuesta a la selección natural ha sido muy rápida; en sólo cinco años se habían establecido ya gradaciones geográficas para las frecuencias de determinadas ordenaciones cromosómicas. Se comprobó la evolución de la clina a raíz del seguimiento a que se sometió la mosca. Siete de las poblaciones chilenas que se analizaron en 1981 volvieron a muestrearse en 1986, y se observó un incremento general de los valores de los coeficientes de correlación entre las frecuencias de ordenaciones cromosómicas y la latitud con respecto a 1981. También en Norteamérica se han detectado clinas para las frecuencias de la mayoría de las ordenaciones cromosómicas que presentan clinas en Sudamérica.

Clinas del tamaño del cuerpo

Hace 45 años, uno de los autores (Prevosti) descubrió que, en poblaciones naturales europeas, el tamaño corporal de *Drosophila subobscura* guardaba una correlación negativa con la isoterma de julio. Estudió muestras de siete poblaciones británicas, una irlandesa y una población española (de Barcelona). De cada población, analizó los descendientes de segunda generación (F_2) de 10 hembras capturadas en la naturaleza, para evitar, en lo posible, los efectos condicionados por el ambiente. De cada F_2 midió anchura y longitud del ala de 10 machos y 10 hembras. Y demostró que las diferencias relativas al tamaño del cuerpo tenían una base genética.

Los datos de Prevosti demostraban que, en las islas Británicas, la anchura y la longitud del ala disminuían según la isoterma de julio. La muestra de Barcelona poseía unos valores medios muy inferiores a los mínimos observados en las poblaciones británicas. Esta relación entre un factor climático tan importante como la temperatura (recuérdese, la isoterma de julio) y el tamaño del ala (que evidencia una estrecha correlación con el tamaño del cuerpo) le indujo a atribuir a ese rasgo alar una función adaptativa. Andando el tiempo, otros autores obtuvieron resultados similares, lo que demostraba que se trataba de un fenómeno generalizado.

Conocida la colonización americana de *D. subobscura*, se plantea-



5. REPRESENTACION GRAFICA de la media del índice del tamaño general del cuerpo (Z), con su error estándar, en función de la latitud. Se ha realizado un análisis de componentes principales, utilizando las variables continuas L1 (longitud del segmento basal de la vena IV del ala), L2 (longitud del segmento distal de la vena IV del ala), W (anchura del ala) y TL (longitud de la tibia). La primera componente principal, Z, explica al menos el 68% de la variabilidad observada y puede considerarse un índice del tamaño general del cuerpo. En las poblaciones europeas, tanto de *D. subobscura* como de la especie próxima *D. obscura*, el índice Z presenta una regresión positiva significativa con respecto a la latitud. Sin embargo, en las poblaciones colonizadoras de América, el coeficiente de regresión del índice Z respecto a la latitud no difiere significativamente de cero.

ron nuevas cuestiones. Se abordó la posibilidad de que las poblaciones allí desarrolladas presentaran clinas latitudinales significativas de algunos caracteres morfométricos cuantitativos (por ejemplo, el tamaño del cuerpo). Y, ligada con la anterior, la posibilidad de que dichos caracteres reflejaran la misma respuesta adaptativa rápida que se había comprobado en las ordenaciones cromosómicas.

De acuerdo con los análisis de las poblaciones europeas realizados por Prevosti y otros autores, ciertas dimensiones del cuerpo se hallaban correlacionadas con la temperatura o la latitud. Además, la clina para dicho carácter observada en Europa tenía probablemente un significado adaptativo. Para demostrarlo, los autores (Prevosti y Serra), junto con otros investigadores, diseñaron un experimento basado en uno de los métodos propuestos por Endler para detectar la selección en poblaciones naturales: si en dos especies próximas se descubre un patrón de variación geográfica concordante, res-

pecto a un carácter homólogo, puede atribuirse dicha pauta a la función adaptativa del rasgo en cuestión.

Con ese propósito, se capturaron muestras de cuatro poblaciones europeas de *Drosophila subobscura* y de *D. obscura*, representativas de casi toda el área de distribución de ambas especies en Europa. Se siguió el mismo procedimiento experimental adoptado por Prevosti en 1955. De cada población se analizaron un total de 100 machos y 100 hembras. Y de ambos sexos se estudiaron cuatro variables continuas: la longitud del segmento basal (L1) y la longitud del segmento distal (L2) de la IV vena longitudinal ($L = L1 + L2$) del ala, la anchura del ala (W) desde el extremo de la quinta vena hasta el borde de la costal, en dirección perpendicular a la tercera vena, y, por último, la longitud de la tibia (TL). Para obtener un índice general del tamaño del cuerpo (Z), se realizó un análisis de componentes principales con las variables L1, L2, W y TL, que se hallan estrechamente correlacionadas. Sólo se obtuvo una

a***D. obscura*: Europa**

	Pendiente	t	p
L	0,0283	10,9463	0,0000***
W	0,0215	9,2366	0,0000***
TL	0,0038	7,1716	0,0000***
Z	0,0301	10,3574	0,0000***

***D. subobscura*: Europa**

	Pendiente	t	p
L	0,0081	12,6307	0,0000***
W	0,0072	13,4551	0,0000***
TL	0,0019	7,5829	0,0000***
Z	0,0094	13,4694	0,0000***

b***D. subobscura*: Norteamérica**

	Pendiente	t	p
L	-0,0049	-2,1410	0,9828
W	-0,0003	-0,2669	0,6050
TL	-0,0019	-3,4149	0,9996
Z	-0,0035	1,8061	0,0367

***D. subobscura*: Sudamérica**

	Pendiente	t	p
L	0,0012	0,7568	0,2252
W	0,0006	0,9116	0,1818
TL	0,0003	0,7505	0,2271
Z	0,0011	0,8493	0,1986

L = Longitud del ala W = Anchura del ala TL = Longitud de la tibia Z = Índice del tamaño general del cuerpo

Pendientes de las rectas de regresión de varios caracteres respecto a la latitud. En la parte superior de la tabla (a) se indican los valores correspondientes al grupo de poblaciones europeas de *Drosophila obscura* y de *D. subobscura*; en la parte inferior (b), el grupo de poblaciones americanas de *D. subobscura*. Los datos nos revelan que en las poblaciones europeas se han establecido ya clinas para el tamaño del cuerpo en ambas especies simpátricas. No se detectan, sin embargo, clinas en las poblaciones colonizadoras de *D. subobscura*.

Las estimas de las pendientes se obtuvieron mediante un análisis de la covarianza (ANCOVA), considerando el sexo como factor y la latitud como variable concomitante. Puesto que H_0 : pendiente ≤ 0 , H_1 : pendiente > 0 , el test t es de una cola. Los asteriscos indican el nivel de significación después de aplicar el ajuste secuencial de Bonferroni a los valores p de la tabla. Los ajustes secuenciales de Bonferroni han sido $\alpha = 0,05$, $p < 0,0367$; $\alpha = 0,01$, $p < 0,01$; $\alpha = 0,001$, $p < 0,0002$.

componente principal que explicaba una varianza superior a la unidad. El valor propio correspondiente explicaba al menos el 68% de la variabilidad mostrada por los especímenes. Además, los coeficientes de esta primera componente principal (Z) eran todos positivos, lo que demostraba que era una buena medida general del tamaño del cuerpo.

Con el fin de comprobar la existencia de clinas latitudinales para el tamaño del cuerpo en las poblaciones europeas (4 poblaciones de *D. subobscura* y 4 de *D. obscura*) y en las poblaciones de *D. subobscura* colonizadoras de América (6 norteamericanas y 7 sudamericanas), se realizó un análisis de la covarianza con los cuatro conjuntos de datos (Europa, Norteamérica y Sudamérica para

D. subobscura y Europa para *D. obscura*). Se utilizaron las variables L, W, TL y Z, considerando el sexo como factor fijo y la latitud como variable concomitante para estimar la pendiente de la recta de regresión común. No se observaron diferencias significativas entre las pendientes de machos y hembras, en ninguno de los cuatro grupos de datos, lo que indicaba que el modelo utilizado era el apropiado. La existencia de una asociación positiva significativa entre el carácter estudiado y la latitud se determinó mediante el test t de una cola, aplicando la corrección secuencial de Bonferroni dentro de cada grupo de datos.

Los resultados demostraron de forma inequívoca que, en las poblaciones europeas, el tamaño (re-

presentado por las variables continuas) incrementaba con la latitud. Por contra, en las poblaciones colonizadoras de América debía aceptarse la hipótesis nula: en éstas no aparecían todavía clinas latitudinales significativas respecto a los caracteres cuantitativos analizados, aun cuando se tomara en cuenta el índice global del tamaño (Z). Los resultados eran equivalentes a los obtenidos en el caso de considerar cada variable continua por separado.

En síntesis, en este trabajo se detectaron clinas latitudinales significativas para los caracteres morfométricos estudiados en las poblaciones europeas de *Drosophila subobscura*, equivalentes a las encontradas en estudios anteriores. Se abordó, además, el posible carácter adaptativo de esas