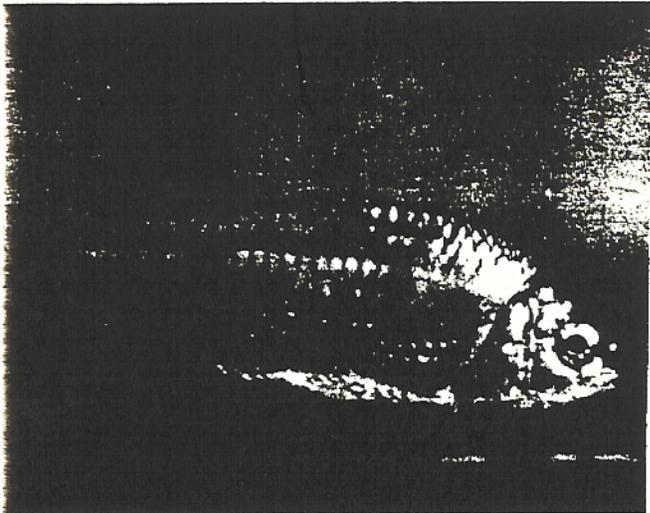


LA EVOLUCION DE LA CONDUCTA EN PECES CAVERNICOLAS

ALDEMARO ROMERO, Ph.D.
Departamento de Biología
Universidad de Miami

Introducción

Hace aproximadamente dos siglos se encontraba el famoso zoólogo francés George Cuvier durmiendo en sus habitaciones del Museo Nacional de Historia Natural de París, cuando sus sueños fueron interrumpidos por algunos de sus colegas quienes disfrazados de monstruos diabólicos, usando los cuernos y las pezuñas de algunos animales del Museo, despertaron al padre de la paleontología y anatomía comparada moderna gimiendo: "Cuvier, Cuvier, te vamos a comer". Cuvier, imperturbable, los miró de arriba abajo y les dijo: "Todas las criaturas con cuernos y pezuñas son hervíboras..., ustedes no me pueden comer".



Las poblaciones epigeas de *Astyanax fasciatus* se caracterizan por su alto número de individuos y ubicuidad. Estudios morfológicos y electroforéticos de dichas poblaciones indican una gran variabilidad tanto a nivel fenotípico como genotípico (Romero 1984c).

Esta respuesta se puede tomar como un ejemplo típico de la estrecha relación que los biólogos suelen asumir entre una morfología y su función. Es más, tal relación ha sido manantial de ideas de grandes revoluciones en el campo de la biología. Así, por ejemplo, Lamarck (1809) creyó que los procesos fisiológicos iniciados por la conducta (uso *vs.* desuso), combinados con la herencia de caracteres adquiridos, eran la causa de la evolución. Casi un siglo más tarde cuando el fenómeno de las mutaciones comenzó a ser estudiado experimentalmente, los "mutacionistas" afirmaban que "supermutaciones" podían generar nuevas estructuras las cuales "iban en busca de la función apropiada" (véase Mayr 1982, para un recuento histórico de todas estas ideas).

Hoy en día tales nociones simplistas, basadas en interpretaciones erróneas sobre la evolución orgánica, han sido abandonadas; después de todo, todas las formas de conducta dependen de ciertos componentes estructurales del sistema nervioso, lo que hace aparecer a la pregunta de "¿qué fue primero, la estructura o la función?" algo similar a "¿qué fue primero, el huevo o la gallina?".

No obstante desde hace algún tiempo algunos naturalistas tales como Ernst Mayr de la Universidad de Harvard, Estados Unidos, han venido sugiriendo que si bien no existe una respuesta sencilla a la pregunta de qué apareció primero, la estructura o la función, existen ciertas evidencias que sugieren que cambios en los patrones de conducta pueden preceder a los cambios estructurales de la morfología asociada a tales conductas. Mayr (1982) puso como ejemplo el de ciertas especies de pájaros carpinteros primitivos que a pesar de pasar la mayor parte del tiempo sobre el suelo en vez de en los árboles como lo hacían sus ancestros, presentan el tipo de patas que es típico de aves arborícolas.

No es difícil imaginar el hecho de que cuando una población animal penetra en un nuevo hábitat o zona adaptativa, casi sin excepción podemos esperar que un conjunto de fuerzas selectivas actuarán favoreciendo cambios en la conducta de los individuos de la población colonizante, ya que de lo contrario tal población fallaría en su intento de ocupar nuevos nichos. La lógica de este argumento radica, en gran parte, en la plasticidad de la conducta; después de todo ha sido dicha plasticidad -manifestada por medio de avances tecnológicos- la que ha permitido al hombre colonizar toda la faz de la Tierra.

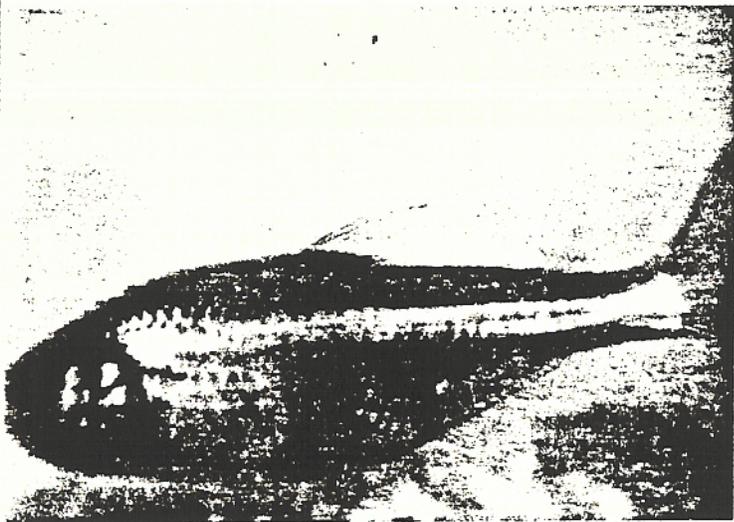
Ahora bien, con la finalidad de producir un cuerpo sólido de conocimientos científicos, todo campo de investigación debe estar sustentado por hipótesis estrictamente corroborables, cosa que no es muy fácil en el estudio de la evolución de la conducta, ya que contrariamente a lo que ocurre con la morfología, no existen "fósiles de la conducta" (en el sentido estricto de la palabra), que nos faciliten material comparativo como para describir los cambios de conductas ocurridos en una línea filogenética a lo largo del

tiempo.

Sin embargo, si no podemos hurgar un poco entre la vasta diversidad biológica, vemos que sí es posible encontrar poblaciones de una misma especie viviendo en hábitats distintos y, lo que es más importante, mostrando adaptaciones morfológicas y de conducta a los requerimientos específicos de sus hábitats respectivos, en otras palabras, el material ancestral y derivado que necesitábamos para hacer el estudio comparativo.

El caso de los peces cavernícolas

La fauna que habita las cavernas siempre ha despertado la curiosidad humana. La ceguera y despigmentación de los animales que pasan su vida entera en las cuevas (troglóbites), es un fenómeno común que encontramos desde invertebrados hasta anfibios. Entre todas las especies animales cavernícolas, hay una particularmente interesante. Se trata de la sardina de río *Astyanax fasciatus*. Este pez de la familia de los carácidos (la misma de los caribes o pirañas), se encuentra en dos formas en la Naturaleza: por



A. fasciatus se le encuentra en unas 30 cuevas de México. La mayor parte de dichas poblaciones están constituidas por individuos ciegos y despigmentados; sin embargo, se dan casos de poblaciones cavernícolas constituidas exclusivamente por peces con ojos y pigmentación completa, así como también con caracteres intermedios como resultado de la hibridación entre las dos formas antes citadas (Romero 1983).



una parte con ojos y pigmentación como cualquier otro pez (Fig. 1) en las aguas dulces que van desde el norte de Argentina hasta el sur de los Estados Unidos; por otra parte también se le encuentra como un pez ciego y despigmentado (Fig. 2) viviendo en ciertas cuevas de México. Además de las notables diferencias morfológicas entre la forma con ojos y pigmentación de la superficie (epigea) y la forma ciega y despigmentada de las cuevas (troglóbite), existen notables diferencias de conducta; así, por ejemplo, contrario a lo que ocurre con la forma epigea, la troglóbite nunca forma cardúmenes (Fig. 3), no muestra marcados ritmos circadianos y no es agresiva. Además de éstas y otras diferencias de conducta, la forma epigea muestra una fuerte escotofilia (o tendencia a permanecer en lugares oscuros), cosa no tan evidente en la forma troglóbite.

A pesar de estas externas diferencias en morfología y conducta, ambas formas son conespecíficas. Esta afirmación sorprendente está basada en tres hechos importantes: 1) ambas formas se cruzan en ciertas cuevas de México produciendo híbridos fértiles en la segunda generación, lo cual es condición necesaria -aunque no suficiente- para argüir en favor de la conespecificidad de ambas formas; 2) estudios electroforéticos muestran que la diferencia genética a nivel químico entre ambas formas no es significativa y, lo que es más importante, tal diferencia químico-genética es de menor grado que la existente en muchas otras especies animales en las que no existen diferencias tan remarcables en morfología entre las distintas poblaciones que constituyen la especie; 3) los estudios comparados del karyotipo muestran que a nivel de morfología de los cromosomas tampoco existe una diferencia significativa que nos indique que se trate de dos formas que no pertenezcan a la misma especie. Podemos así concluir que nos encontramos ante un caso de una gran divergencia del fenotipo (morfología + fisiología + conducta), con poca diferencia genética.

Los experimentos

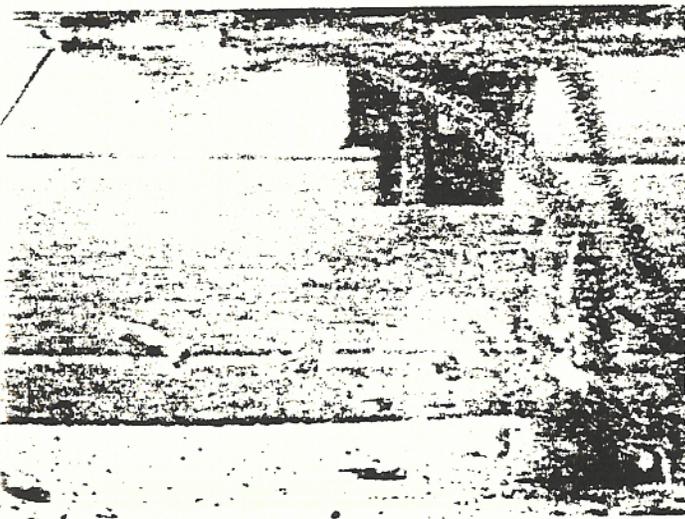
Sin lugar a dudas que esta sardina de río ofrece una oportunidad de primera clase para el estudio de la evolución de la conducta. Por una parte aquí tenemos dos formas de poblaciones animales conespecíficas claramente diferenciables en su morfología y conducta, viviendo en ambientes radicalmente distintos y para los cuales han de mostrar adaptaciones divergentes. En este caso es fácil afirmar cuál es la forma primitiva (la epigea) y cuál es la derivada (la troglóbite), ya que después de todo el género *Astyanax* se originó en América del Sur hace muchos millones de años, mientras que la forma cavernícola de México descende, evidentemente, de la epigea, cosa que ocurrió en un pasado cercano tal y como muchos calculan (Romero 1983, Romero 1984c). Por si fuera poco, ya hemos visto que la diferencia genética entre ambas formas es tan pequeña que es posible cruzarlas para así estudiar la genética de la conducta y su morfología asociada, algo fundamental en estudios de este

tipo.

Con todo ello en mente, equipos de científicos de todo el mundo comenzaron a trabajar en diferentes áreas de especialización, obteniendo resultados que son vitales para contestar dos preguntas: ¿cómo ocurren los cambios de la conducta durante la evolución?, y ¿pueden los cambios en la conducta estar relacionados con los de su morfología asociada?

Durante mucho tiempo se creyó que los peces troglobitas no podían formar cardúmenes porque al ser ciegos, no podían ver a sus congéneres, lo que les impedía mantenerse en posiciones fijas en el grupo. Sin embargo Brian Partridge y sus colaboradores, en experimentos que tuvieron lugar en la Universidad de Oxford, Inglaterra, demostraron que tal especulación era falsa ya que si a ciertos peces formadores de cardúmenes se les ciega temporalmente colocando cubiertas opacas sobre sus ojos, tales peces continuaban formando cardúmenes como si nada (Pitcher et al. 1976).

Por su parte Christian Schemmel de la Universidad de Hamburgo, República Federal Alemana, hizo un detallado estudio comparativo de la línea lateral en ambas formas de *Astyanax*. Como se sabe la línea lateral es un conjunto de órganos sensoriales repartidos a ambos lados del cuerpo de peces y algunos anfibios, por medio de los cuales se percibe la presencia de objetos en el agua. Pensando que la no formación de cardúmen por parte de la forma troglobita de este pez podía ser una degeneración de estos órganos, Schemmel comparó número, distribución y anatomía de los órganos de la línea lateral de ambas formas y comprobó que las diferencias entre ellas dos eran tan pequeñas que no



Uno de los aspectos más contrastantes en la conducta de esta especie es que al contrario de lo que ocurre con la forma epigea, la troglobita no forma cardúmenes, tal y como se puede apreciar en esta fotografía.

podían explicar la enorme diferencia en la conducta de formación de cardúmen antes descrita (Schemmel 1967).

Por su lado el autor del presente artículo, de la Universidad de Miami, Estados Unidos, estudió el comportamiento de una población de *Astyanax* que vive a la salida de una fuente de agua subterránea en Costa Rica. Los individuos de dicha población, a pesar de ser morfológicamente idénticos a cualquier individuo de la forma epigea, tampoco formaban cardúmenes (Romero 1984a, b).

Toda esta evidencia apunta hacia una sola conclusión: los cambios en patrones de formación de cardúmenes podían ocurrir independientemente de los cambios de las estructuras asociadas a tal conducta.

Otro de los tipos de conducta investigados en esta especie de pez, ha sido el de las respuestas a la luz. Hace unas cuatro décadas Charles Breder y Priscilla Rasquin del Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, estudiaron las respuestas a la luz en individuos de algunas poblaciones de *Astyanax* de México y se sorprendieron del hecho de que incluso algunos de los individuos de las poblaciones cavernícolas mostraban preferencia por los lugares oscuros (escotofilia). Dicho autores especularon que tal reacción era una respuesta defensiva de una especie de pez que en su forma cavernícola no tenía otra alternativa sino la de quedarse viviendo en el medio cavernícola, ya que de salir a la superficie se vería obligada a competir con peces con ojos, competencia en la cual estaría claramente en desventaja a la hora de encontrar su alimento como de escapar de posibles predadores (Breder & Rasquin 1947).

Más recientemente el autor de estas líneas decidió estudiar de nuevo este fenómeno utilizando técnicas sofisticadas como la de equipos de televisión que permiten analizar cuadro por cuadro la conducta grabada en un videotape. Los experimentos tuvieron lugar tanto en las cuevas de México (a donde se llevó un equipo portátil de TV) (Fig. 4) como bajo estrictas condiciones de laboratorio (Fig. 5). Todo el trabajo se centró en el estudio de las preferencias por la luz o la oscuridad que estos peces muestran cuando son colocados en tanques divididos en dos mitades, una mitad totalmente cubierta para evitar al máximo la entrada de la luz en la misma, y la otra mitad al descubierto, utilizando alternativamente luz blanca y luz infraroja. Tras una serie de manipulaciones y experimentos utilizando peces agrupados en tamaños semejantes, se obtuvieron unos resultados que sugerían unas conclusiones muy distintas a las que Breder y Rasquin habían llegado en los años 40. Por ejemplo, se vio que la escotofilia o tendencia a permanecer en la oscuridad es mucho mayor en los peces con ojos que en los ciegos, lo que indica que tal mecanismo lucífugo, lejos de poderse considerar como una innovación de los peces cavernícolas, era más bien un carácter relictual, heredado de sus ancestros epigeos. Por si fuera poco, el grado de escotofi-

lia en estos peces aumentaba con la edad y tamaño (al igual que lo que ocurría con la forma epigea), lo que apoyaba aún más la hipótesis de conducta aún presente como relictuo evolutivo y no como innovación (Romero 1985).

Sin embargo había otra pregunta interesante derivada de estos estudios, la cual era: si estos peces no pueden ver, ¿cómo es que detectan la luz?, y, lo que es más importante, ¿por qué aún estos peces tienen la capacidad de detectar la luz en un ambiente permanentemente oscuro? Las respuestas a estas preguntas se pueden resumir en dos palabras: glándula pineal.

Efectivamente, la glándula pineal o epífisis es un órgano endocrino presente en todos los vertebrados, pero que apareció por primera vez durante la evolución de los peces primitivos como un órgano fotosensorial; luego, durante la evolución, dicha estructura ha pasado a tener una mayor relevancia como endocrina que como fotosensor. Sin embargo, en los peces aún da muestras de actividad fotosensorial. En otras palabras, dicho órgano está presente en los peces ciegos porque se necesita desde el punto de vista endocrino y no porque se necesita para percibir la luz. En suma: otra evidencia a favor de la independencia entre conducta y morfología asociada a dicha conducta durante la evolución.

Estudios genéticos

Al principio de este artículo mencioné que una de las ventajas de *Astyanax* como sujeto para estudios de la evolución de la conducta radica en la facilidad con la que se pueden cruzar las distintas formas y poblaciones del mismo en condiciones experimentales, así como la fertilidad de los híbridos, lo que facilita enormemente investigaciones sobre la genética mendeliana de los distintos caracteres de morfología y conducta en este pez.

En lo que se refiere a este tipo de estudios, nadie rivaliza con el grupo de la Universidad de Hamburgo, iniciado por Curt Kosswig y hoy en día con figuras como Jakob Parzefall, Christian Schemmel y Horst Wilkens. Estos autores han sido en gran parte responsables de que hoy tengamos la certeza que tanto los ojos como la pigmentación en algunos peces cavernícolas (incluyendo *Astyanax*), están controlados por poligenes (dos o más genes controlando el mismo factor fenotípico), lo que explica el por qué de la desaparición gradual de tales caracteres (como los ojos) ya que es necesario que desaparezcan varios genes para acabar completamente con la estructura o función de los mismos. Pero lo que es más importante para el tema aquí presentado, la escuela de Hamburgo es la que ha aportado más evidencias genéticas que apoyan la hipótesis de independencia evolutiva entre la conducta y su morfología asociada al realizar diversos cruzamientos cuyos resultados indican a las claras que tanto conductas como sus morfo-

logías asociadas son independientes genéticamente, es decir, que los genes que controlan a una pueden desaparecer o ser modificados, mientras que los de la otra parte pueden permanecer inalterados. Tal ha sido el caso para conductas como formación de cardúmenes, alimentación, agresividad, ritmos circadianos y respuestas a la luz (ver, por ejemplo, Schemmel 1980, Wilkens 1971). Este descubrimiento reafirma la noción de que la evolución de la conducta puede ocurrir independientemente de la evolución de la morfología asociada, tal y como Ernst Mayr había propuesto.

En el presente las investigaciones en este campo están encaminadas a encontrar explicaciones satisfactorias a, entre otras cosas, las siguientes preguntas: ¿cómo se produce el proceso de simplificación y eventual desaparición de los ojos y otras estructuras genéticas?, ¿se debe ello a unas respuestas a factores selectivos o bien a deriva genética?.

Lo que sí debemos tener en mente es que el conjunto de caracteres que encontramos en la forma cavernícola de *Astyanax* es común a muchas otras especies troglobitas, por lo que debemos presumir que ello se debe a un proceso de convergencia.

Quizás por ello, si hoy Cuvier viviera y fuera despertado por colegas disfrazados de monstruos con grandes ojos y piel negra, diciendo "Cuvier, Cuvier, como criaturas cavernícolas que te venimos a visitar", Cuvier respondería: "¡Imposible!, todos los troglobitas son ciegos y despigmentados", y se echaría de nuevo a dormir.



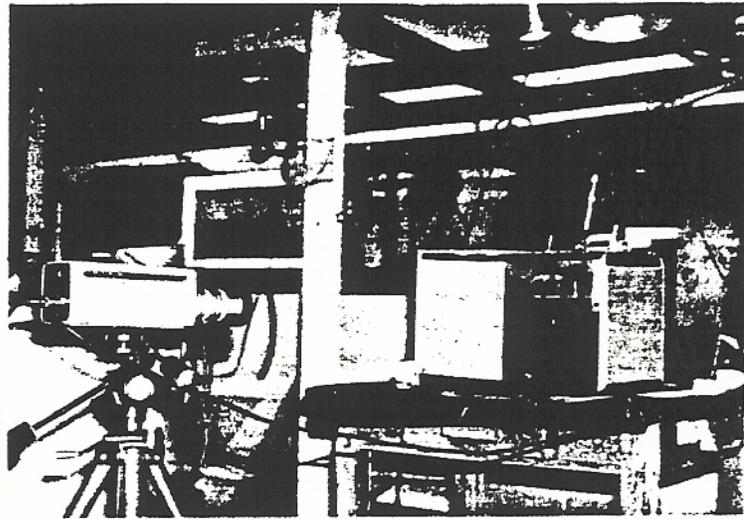
El estudio y la recolección de peces en las cuevas se realizó con luces infrarojas y un equipo portátil de televisión que incluía cámaras de baja intensidad de luz ("total-darkness cameras").

Agradecimientos

Los trabajos de Aldemaro Romero citados en este artículo han sido posibles gracias a la generosidad de las siguientes instituciones: The Peter Nikolic Fellowship in Animal Behavior de la T. C. Schneirla Research Fund, The Organization for Tropical Studies Inc., The National Speleological Society, The Sigma-Xi Scientific Research Society, The Explorers Club, y el Departamento de Biología de la Universidad de Miami. Mi más profundo agradecimiento a Brian Partridge y Steven Green por la innegable huella que han dejado en mi carrera científica. Esta es la contribución N° 180 del Programa de Biología Tropical, Ecología y Conducta de la Universidad de Miami.

Literatura citada

- Breder, C. M. & P. Rasquin. 1947. Comparative studies in the light sensitivity of blind characin from a series of Mexican caves. *Bull. Amer. Mus. Nat.* 89: 25-351.
- Lamarck, J. B. 1809. *Philosophie Zoologique*. Paris. Traducido al inglés por Hugh Elliot. *The Zoological Philosophy*, 1914. Londres: Macmillan.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thoughts. Diversity, evolution and inheritance*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Pitcher, T. J.; B. L. Partridge & C. S. Wardle. 1976. A blind fish can school. *Science* 194: 963-965.
- Romero, A. 1983. Introgressive hybridization in the *Astyanax fasciatus* (Pisces: Characidae) population at La Cueva Chica. *Natl. Speleol. Soc. Bull.* 45: 81-85.
- Romero, A. 1984a. Behavior in an 'intermediate' population of the subterranean dwelling characid *Astyanax fasciatus*. *Env. Biol. Fishes* 10: 203-207.
- Romero, A. 1984b. Cave colonization by fish: role of bat predation. *Amer. Midl. Natur.* (en prensa).
- Romero, A. 1984c. Responses to light in cave and surface populations of *Astyanax fasciatus* (Pisces: Characidae): An evolutionary interpretation. Ph.D. thesis, University of Miami. x + 130.
- Schemmel, C. 1967. Vergleichende Untersuchungen an den Hautsinnesorganen ober- und unterirdisch lebender *Astyanax*-Formen. Ein Beitrag zur evolution der Cavernicolen. *S. Morph. Tiere* 61: 255-316.
- Schemmel, C. 1980. Studies on the genetics of feeding behaviour in the cave fish *Astyanax mexicanus* f. *Anoptichthys*. An example of apparent monofactorial inheritance by polygenes. *Z. Tierpsychol* 53: 9-22.
- Wilkens, H. 1971. Genetic interpretation of regressive evolutionary process: studies on hybrid eyes of two *Astyanax* cave populations (Characidae, Pisces). *Evolution* 25: 530-544.



Estudios sobre las preferencias hacia la luz se llevan a cabo en el laboratorio. La mitad del acuario experimental es cubierto con materiales opacos, con lo que los peces pueden escoger entre luz y oscuridad. Se usan luces infrarojas y "blancas" alternativamente. La temperatura del agua se mantiene por medio de ventiladores y el agua es cambiada frecuentemente para asegurar que sustancias químicas no influyen en el comportamiento de los peces (Romero 1985).

Romero, A. 1985. Ontogenetic change in phototactic responses of surface and cave populations of *Astyanax fasciatus* (Pisces: Characidae). *Copeia* 1985 (4): 1004-1011