

Aldemaro Romero es decano de la facultad de artes y ciencias y profesor de biología en la Universidad del Sur de Illinois en Edwardsville. Una de sus áreas de investigación es la biología evolutiva de los organismos cavernícolas, en particular de los peces.



EVOLUCIÓN

Peces cavernícolas

Nuevos conceptos ponen en duda las ideas tradicionales acerca de la vida subterránea

Aldemaro Romero

EN UNA ANÉCDOTA FAMOSA DE LA HISTORIA DE LA BIOLOGÍA se cuenta que un alumno del naturalista francés Georges Cuvier apareció en el dormitorio de este vestido como un diablo, provisto de cuernos y pezuñas, y le dijo «¡Cuvier, Cuvier, voy a comerte!». Cuvier se quedó mirando a la aparición y contestó: «Cuernos, pezuñas, cola: herbívoro. No puedes comerme».

El relato resume la relación que solemos establecer entre formas de vida y estilos de vida. Se supone que los animales con ojos grandes son nocturnos, las plantas con hojas grandes son propias de ambientes tropicales húmedos, y así sucesivamente. Por ello, es fácil imaginar que todos los animales cavernícolas han de ser ciegos y despigmentados; después de todo, ¿qué necesidad de ojos y pigmentación tiene un animal que vive en la oscuridad perpetua?

Las investigaciones realizadas durante los últimos decenios indican que bajo tierra las cosas no resultan tan sencillas; que, en realidad, la ecología del ambiente cavernícola presenta una enorme diversidad y que los procesos evolutivos que rigen la adaptación a dicho ambiente ocultan sorpresas, incluso cuando se explican en términos darwinistas modernos.

Hay cuevas de las todas formas y tamaños, desde cavernas y tubos de lava hasta grutas de hielo. Algunas zonas profundas resultan inaccesibles a los humanos, como ciertos lagos y ríos subterráneos, denominados ambientes freáticos (del griego *phrear*, «cisterna» o «pozo»). Las cuevas más comunes son kár-

sticas, o de caliza. Puesto que esta roca es muy soluble (contiene al menos un 50 por ciento de carbonato cálcico), el karst es moldeado por el agua de lluvia, ligeramente ácida. Este tipo de paisaje cubre el 15 por ciento de la superficie emergida de la Tierra. En Europa se han descrito cien mil cuevas; en Estados Unidos, unas cincuenta mil.

Desde bacterias hasta mamíferos, en los ambientes de las cuevas se han descrito decenas de miles de especies vivas, y quedan todavía otras muchas por descubrir. En los últimos años hemos abordado la exploración de la rica biota de las cuevas tropicales, en general poco estudiada.

Los bioespeleólogos suelen dividir el mundo en dos: los ambientes epigeos (de *epi*, «encima», y *geos*, «Tierra») y los hipogeos (de *hypo*, «debajo»). Los primeros se refieren a las zonas expuestas de manera regular a la luz directa o indirecta; los segundos representan cualquier parte de la biosfera que se halle bajo tierra. El ambiente hipogeo incluye el del suelo (edáfico o intersticial), el freático o artesianos, y el de las cuevas. El término *cueva* se reserva a aquellos hábitats subterráneos que pueden ser explorados directamente por los humanos.

El grado de exposición a la luz es uno de los rasgos que caracterizan el mundo hipogeo. Un caso fascinante de la bioespeleología es la existencia de cuevas con aberturas superiores que permiten la entrada de luz. En estas áreas iluminadas se pueden descubrir organismos con ojos y pigmentados como los que medran fuera de las cuevas. En ocasiones se trata de especies

EN SÍNTESIS

Las cuevas constituyen un hábitat singular donde los organismos se han adaptado a la limitación principal de este medio: la ausencia de luz.

Los animales suelen presentar troglomorismos, rasgos asociados a la vida

subterránea, que suelen consistir en la reducción o desaparición de ciertas estructuras o funciones, como la despigmentación y la ceguera. Pero esta norma no es generalizable a todos los organismos.

Se ha descubierto, en cambio, que la ecología del ambiente cavernícola genera una enorme variabilidad entre especies, por lo que resulta imposible definir un fenotipo hipogeo universal.

Las nuevas formas se originan por selección natural, no por el simple deterioro de un fenotipo. La rápida evolución de las especies troglomórficas se sustenta sobre su elevada plasticidad fenotípica.



epigeas típicas; otras veces, corresponden a formas con ojos y pigmentadas de especies hipogeas.

Un ejemplo de la diferenciación morfológica entre individuos de la misma especie es el pez carácido *Astyanax fasciatus*, un tetra que vive en la cueva Sótano del Caballo Moro, en México. En algún momento del pasado, una fracción del techo de la cueva se hundió, y una parte de uno de sus lagos subterráneos quedó expuesta a la luz. Los individuos ciegos y despigmentados viven de preferencia en el lado oscuro, mientras que los peces con ojos y pigmentados se concentran en el lado iluminado.

Los organismos hipogeos se agrupan según su morfología y comportamiento. El sistema de clasificación más aceptado define a los organismos troglobios como los que siempre muestran troglomorismos, es decir, características (*caracteres*, en el lenguaje de los taxónomos) asociadas a las cuevas, tales como ausencia de visión y de pigmentación; los organismos troglófilos exhiben cierta reducción de dichos caracteres; los troglófenos conservan esos caracteres a pesar de que su vida transcurre en gran parte en cuevas (como algunas especies de murciélagos), y los accidentales son los que aparentemente se hallan en las cuevas por casualidad, no porque vivan normalmente en ellas.

¿EXISTE UN ARQUETIPO HIPOGEO?

En su búsqueda de una definición arquetípica de los organismos cavernícolas, los bioespeleólogos se han obsesionado con troglomorismos tales como la ceguera y la despigmentación. Pero cabe preguntarse: ¿existe realmente un arquetipo hipogeo que encaje en la mayoría de los organismos de vida subterránea, si no en todos? Y si es posible definir un tal arquetipo, ¿acaso tiene un significado evolutivo importante?

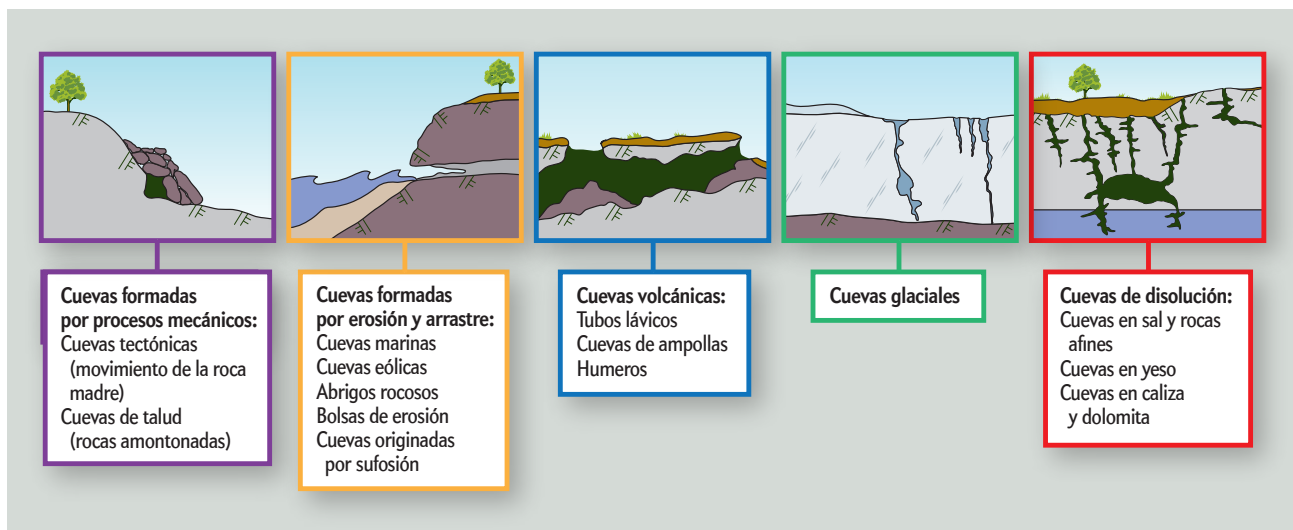
El primer obstáculo para aceptar un arquetipo hipogeo es que los caracteres fenotípicos de esos organismos pueden hallarse disminuidos, pero también aumentados o destacados.

El tetra cavernícola ciego, *Astyanax fasciatus*, muestra un rasgo morfológico clásico de la vida en la oscuridad: la carencia de ojos. El mismo Darwin intentó explicar lo que denominaba «rudimentación», o pérdida de un aparato morfológico debida a la evolución bajo tierra.

Las reglas no son constantes. La mayoría de los cambios en los caracteres morfológicos se asocian a la ausencia de luz. La reducción de los órganos visuales, ya se trate de ojos u ocelos (órganos oculares primitivos de algunos invertebrados), se considera una regla para los organismos troglomórficos; pero hay muchas excepciones. Una es el pez ciprínido *Sinocyclocheilus macrophthalmus*. Las especies del mismo género que medran en cuevas de China son ciegas o poseen ojos reducidos y están despigmentadas; pero este pez cavernícola, aunque carece de pigmentación, posee ojos mayores que los de cualquier otra especie del género, incluidas las epigeas. Tener ojos grandes es una adaptación insólita para los peces cavernícolas, pero resulta habitual entre los vertebrados nocturnos.

El mayor tamaño de los órganos sensoriales tampoco representa la norma entre los organismos troglomórficos: mientras que la mayoría de los peces gato hipogeos suelen poseer barbiliones (órganos sensoriales parecidos a vibras cerca de la boca) mayores que los de sus antepasados epigeos, en el pez gato freático de Texas, *Trogloglanis pattersoni*, ciego, esos apéndices son diminutos. De manera similar, la tasa metabólica tiende a ser menor en los troglomorfos; pero el tetra cavernícola mexicano *Astyanax fasciatus* presenta una tasa metabólica casi el doble que la de su forma epigea.

Los troglomorismos como la ceguera y la despigmentación pueden exhibir una enorme variabilidad entre especies. En una muestra cuidadosamente seleccionada de 86 especies de peces



Las cuevas se forman en la Tierra como consecuencia de procesos de excavación, erosión, desgaste, amontonamiento, disolución o flujos volcánicos. Los organismos que logran introducirse en ellas dejan atrás factores de estrés, como los depredadores naturales. Pero también deben superar obstáculos ecológicos importantes: además de la oscuridad total, una energía reducida en el ecosistema, una biodiversidad escasa y una hidrología peculiar. Aun así, la mayoría de las cuevas alberga una biota próspera.

trogloformas, mi equipo observó que solo siete de ellas mostraban el mismo grado de troglomorfo para cada uno de los caracteres analizados (ojos, pigmentación y escamas). Además, cuando los caracteres se combinaban en un paisaje fenotípico, los resultados indicaban una mezcla diversa de grados de desarrollo, lo que restaba validez a la hipótesis de que los caracteres troglomórficos se forman en paralelo. Para explicar tal mosaico de morfologías, sin duda hemos de tener en cuenta la historia evolutiva de las especies implicadas y las características peculiares del ambiente en el que viven.

Otra observación añade complejidad al tema: un gran número de especies hipogeas no muestra ninguna clase de troglomorfismos. Hasta agosto de 2008 se habían descrito 299 especies de peces de ambientes hipogeos, 184 de las cuales presentaban algún tipo de troglomorfo. En otras palabras, alrededor de un tercio de las especies hipogeas de peces tienen ojos y son pigmentadas.

Además, no todos los troglomorfismos pueden explicarse como una consecuencia directa de la ausencia de luz, como la reducción o pérdida de escamas en los peces cavernícolas. En cambio, resulta más fácil hallar una explicación funcional a la disminución del tamaño de la vejiga natatoria (llena de gas) en los peces hipogeos. Las aguas hipogeas suelen ser muy someras, de modo que el valor adaptativo de dicho órgano desaparece.

La información resumida hasta aquí apunta a un panorama complejo y contradictorio en el que no caben las generalizaciones sobre los fenotipos de la fauna hipogea. Dicho de otro modo, no existen organismos hipogeos arquetípicos. No podemos realizar generalizaciones empíricas robustas sobre el efecto de cada rasgo en la eficiencia biológica individual. La selección natural no admite predicciones tan sencillas.

LLEGAR HASTA ALLÍ

La colonización de los ambientes hipogeos es un fenómeno biológico plagado de controversia y especulación, a lo que ha contribuido su difícil estudio en condiciones naturales. Además, la mayoría de los bioespeleólogos, cuya experiencia de campo está

limitada en gran parte a cuevas templadas, de poca energía, siempre han supuesto que la ocupación de un hábitat pobre en nutrientes no conlleva ventajas a un organismo. Por lo tanto, muchos piensan que la colonización del ambiente hipogeo se produce por accidente u otra circunstancia insólita. Pero las observaciones de campo contradicen tal idea. Parte de la argumentación a favor de la colonización casual es que los organismos quedan atrapados en los ambientes hipogeos. Pero ya se trate de animales que lleguen allí volando, como los insectos; deslizándose apresuradamente, como los artrópodos; o arrastrándose, como las salamandras, pocas razones les impedirán retornar por la misma ruta a su hábitat original. La hipótesis de la llegada por accidente representa una generalización poco sólida del proceso de colonización de las cuevas.

¿Existen observaciones de campo que contribuyan a explicar la colonización del ambiente hipogeo? En un estanque de Costa Rica que recibe agua de un manantial freático, una fuente cuya salida es invisible al hallarse debajo de un salidizo bajo de roca, mi equipo describió unos 120 tetras mexicanos epigeos, *A. fasciatus*. Los peces presentaban una morfología idéntica a la de otros tetras epigeos, con ojos completos y pigmentación. Pero, a diferencia de la población epigea típica, la del estanque no formaba cardúmenes. El comportamiento gregario suele perderse en los peces cavernícolas. Además, cuando dejamos caer comida en la superficie del agua, los tetras, casi sin excepción, empujaron la comida hasta el hábitat subterráneo antes de consumirla. Diversas observaciones de campo y manipulaciones experimentales del entorno demostraron que los peces no solo arrastraban el alimento hacia la cavidad subterránea, sino que también se refugiaban allí durante la noche para huir de los murciélagos pescadores de la especie *Noctilio leporinus*. Ello sugería que *A. fasciatus* se hallaría en pleno proceso de colonizar las aguas subterráneas como respuesta a presiones selectivas, no por exposición accidental.

La idea de la colonización activa se ha propuesto también para las grutas de hielo de las regiones templadas. (Las cuevas de hielo se caracterizan por la presencia de cierta cantidad de hielo du-

Adaptación a la vida subterránea

Los troglomorfismos son caracteres asociados a los organismos de las cuevas. Consisten en cambios adaptativos en la estructura y función de los órganos, el metabolismo, el ciclo biológico y el comportamiento. La mayoría de los cambios en los rasgos morfológicos se asocian a la ausencia de luz.

La tabla muestra que los caracteres fenotípicos de los organismos suelen reducirse o desaparecer, pero también pueden hallarse aumentados o destacados. Las reglas no son constantes.

	Caracteres morfológicos	Caracteres fisiológicos	Caracteres conductuales
Se reducen o se pierden	Ojos, ocelos (ojos primitivos de los invertebrados) Centros cerebrales de la visión Pigmentación Órgano pineal Tamaño corporal Cutículas (artrópodos terrestres) Escamas (peces) Vejiga natatoria (peces)	Metabolismo Ritmo circadiano Fecundidad Volumen del huevo	Fotorrespuestas Agregación Respuesta a sustancias de alarma Agresión
Aumentan	Quimiorreceptores y mecanorreceptores Apéndices Tamaño corporal	Duración de la vida Almacenamiento de lípidos	

rante todo el año.) Las salamandras pletodóntidas de la meseta de Cumberland, en Georgia noroccidental, utilizan tanto los hábitats epigeos como los cavernícolas, y entran en las cuevas para evitar las condiciones cálidas y secas del ambiente epigeo.

Cabe mencionar que algunas poblaciones troglomórficas pueden ser sustituidas ecológicamente por otras epigeas, a veces con gran rapidez, e incluso si la forma epigea es el supuesto antepasado de la población hipogea en cuestión. Tal es el caso de la población hipogea del pez gato *Rhamdia quelen* de una cueva de Trinidad, descrita en 1926. Sobre la base de sus ojos y pigmentación reducidos se designó como un género y especie troglomórficos nuevos, *Caecorhamdia urichi*. A partir de la década de los cincuenta del siglo XX, se recolectaron en la cueva diversos ejemplares que exhibían variabilidad en el tamaño de los ojos y la pigmentación. Estudios posteriores indicaron que esa población cavernícola formaba parte, desde el punto de vista taxonómico, de la del pez gato epigeo *Rhamdia quelen*, de amplia distribución, con ojos y pigmentado. En 2000 y 2001 mi grupo examinó todos los individuos disponibles en la cueva y los museos. Los resultados indicaban que la población troglomórfica había sido sustituida por la epigea en un período muy corto: 50 años. La razón más probable de esa sustitución habría sido la invasión de individuos epigeos de *R. quelen* propiciada por cambios en los regímenes de precipitación. Los individuos epigeos, gracias a su mayor tamaño, comportamiento más agresivo y naturaleza generalista de la alimentación, estaban mejor adaptados que los individuos troglomórficos, y los desplazaron.

Los órganos de este dipluro se ven perfectamente a través de su cutícula despigmentada. Hay un centenar de especies de dipluros hipogeos como este, todas ellas ciegas y despigmentadas. Las cien especies exhiben una notable semejanza, a pesar de pertenecer a dos familias diferentes, un ejemplo de la evolución convergente en las cuevas.

Otra cuestión que se plantea con frecuencia se refiere a las especies cavernícolas que habitan en varias cuevas, conectadas o no. ¿Son tales poblaciones el producto de un único acontecimiento de colonización seguido de dispersión hipogea, o bien son el resultado de múltiples sucesos de colonización? Estudios genéticos moleculares de crustáceos, insectos y peces cavernícolas hacen pensar que las cuevas se hallan sometidas a invasiones múltiples por las mismas especies epigeas.

PREADAPTACIÓN

¿Hay especies con más probabilidad de colonizar con éxito el medio hipogeo? ¿Por qué algunas especies hipogeas experimentan cambios fenotípicos importantes, mientras que otras permanecen similares a sus antepasados epigeos?

Una idea bastante aceptada en bioespeleología es la preadaptación. Según esta, muchos organismos poseen rasgos que les permiten adaptarse fácilmente a un ambiente o a un modo de vida determinados; así, los animales nocturnos deberían estar «preadaptados» al ambiente oscuro de las cuevas. Pero ¿acaso existen pruebas convincentes de que un organismo ha de estar preadaptado para colonizar con éxito un ambiente hipogeo?



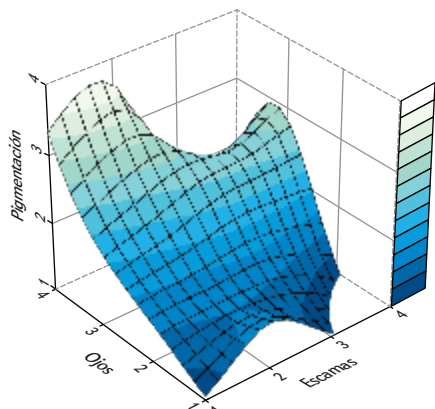
Mi equipo analizó la hipótesis de la preadaptación en los peces troglomórficos. En una revisión bibliográfica, descubrimos que se mencionaban tres características como «preadaptaciones» para el ambiente hipogeo: órganos sensoriales hiperdesarrollados, metabolismo bajo y hábitos nocturnos. Un organismo podía presentar uno o dos de los rasgos, o los tres a la vez.

Agrupamos las 86 especies troglomórficas conocidas por entonces en sus 18 familias respectivas y buscamos en ellas algunos de esos caracteres «preadaptativos». De las 18 familias de peces con representantes troglomórficos, solo 10 exhibían alguno de los rasgos «preadaptativos». Llegamos a la conclusión de que las supuestas preadaptaciones al ambiente hipogeo no eran ne-

DIVERSIDAD

Manifestación irregular de los rasgos

Los troglomorfismos, los rasgos adaptados a la vida subterránea, como la ceguera y la despigmentación, exhiben una enorme variabilidad entre especies. En una muestra de 86 especies de peces troglomorfos, se observó que solo siete de ellas mostraban el mismo grado de troglomorfismo para cada uno de los caracteres analizados (ojos, pigmentación y escamas). Una simple ojeada a la gráfica revela tendencias adaptativas muy irregulares, lo que indica que las generalizaciones acerca de la evolución de los troglomorfos son poco fiables. Mientras en una especie la presión de selección comparada sobre dos caracteres fue débil y fuerte, respectivamente, en otra fue fuerte y débil.



Cuando los caracteres de las 86 especies estudiadas se combinan en un paisaje fenotípico, los resultados indican una mezcla diversa de grados de desarrollo. Se descarta, por tanto, la idea de que las fuerzas que impulsan el desarrollo de los troglomorfismos guarden cierta relación mutua. La irregularidad de la gráfica responde a la ausencia de paralelismo en los cambios. Para explicar tal mosaico de morfologías, sin duda hemos de tener en cuenta la historia evolutiva de las especies y el entorno peculiar en el que viven.

cesarias ni suficientes para que una especie colonizara con éxito un hábitat hipogeo.

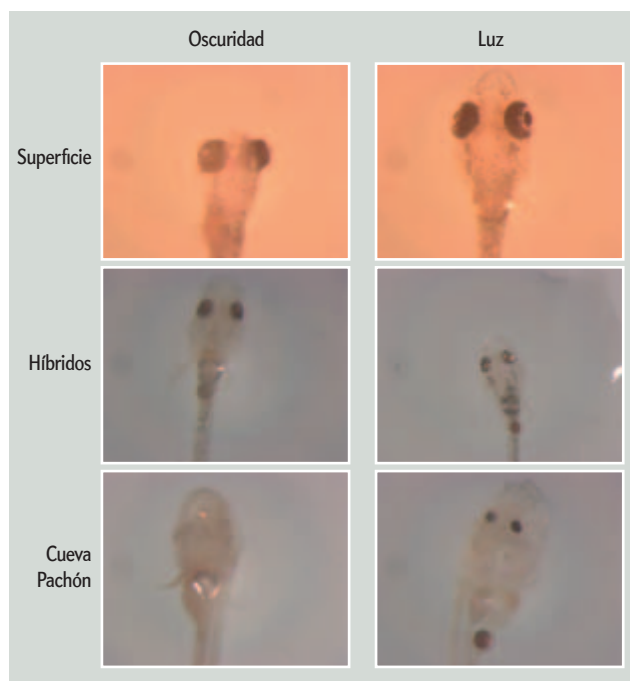
Las características de algunas especies hacen pensar en contra de la hipótesis de la «preadaptación». El tetra cavernícola mexicano, uno de los organismos de cuevas más estudiados, puede encontrarse a la vez como forma epigea (con ojos y pigmentada) e hipogea (en general, ciega y despigmentada). La forma epigea presenta una distribución amplia en las aguas continentales del Nuevo Mundo, desde Texas a Argentina. Aunque se han descrito poblaciones cavernícolas con ojos en distintas partes, la única región en la que se han desarrollado individuos ciegos y despigmentados es en México central oriental, donde existen más de 30 cuevas con poblaciones subterráneas del pez. Sin embargo, no todas las poblaciones cavernícolas de la zona muestran el mismo grado de divergencia morfológica con respecto a las formas de superficie. Algunas son totalmente ciegas y despigmentadas, mientras que otras lo son solo parcialmente. Tres cuevas albergan solo individuos con ojos completos y pigmentación. Once de las poblaciones presentan formas con ojos y ciegas, así como formas fenotípicamente intermedias. Al menos una de ellas está constituida por individuos con ojos y ciegos, pero sin formas intermedias.

Además de la ceguera y la despigmentación, los morfos troglomórficos y de superficie de esta especie difieren en otras características. Las poblaciones troglomórficas poseen un mayor número de papilas gustativas, nunca forman cardúmenes, son activas durante todo el tiempo y no son agresivas. Se han identificado diferencias entre poblaciones en la respuesta fototáctica y se ha observado que incluso algunas formas cavernícolas reaccionan ante la luz.

Las formas superficial y troglomórfica de *A. fasciatus* se entrecruzan tanto en condiciones naturales como de laboratorio. Producen híbridos fértiles con un fenotipo intermedio en la primera generación (F1). En la generación posterior al autocruzamiento (F2), los individuos varían desde una forma casi completamente ciega y despigmentada hasta una con ojos casi completos y pigmentada. Otros estudios genéticos respaldan asimismo la idea de que las formas cavernícola y epigea corresponden de hecho a la misma especie.

Este panorama biológico resulta complejo no solo en el espacio, sino también en el tiempo. Cuando la forma troglomórfica de *A. fasciatus* se describió en 1936, toda la población de la localidad consistía en un morfo muy uniforme de peces ciegos y despigmentados. Analizamos la morfología general de individuos que habían sido recopilados entre 1936 y 1942, así como los que recolectamos en 1982. Descubrimos que, en 43 años o menos, la población de La Cueva Chica se había transformado en una población morfológicamente intermedia, compuesta por individuos con cierto grado de visión y pigmentación. Llegamos a la conclusión de que este nuevo morfo se había originado por hibridación introgresiva: la transferencia de genes de una población a otra a través de cruzamientos repetidos. El proceso se inició probablemente en 1940, con la invasión del ambiente cavernícola por individuos epigeos.

A pesar de la abundante información disponible sobre la especie, no se ha formulado nunca una descripción convincente de los posibles rasgos «preadaptativos» del antepasado de *A. fasciatus*. Si la forma epigea se hallaba realmente preadaptada, ¿por qué experimentó cambios tan importantes, morfológicos, fisiológicos y de comportamiento, para convertirse en un troglomorfo?



La plasticidad fenotípica resulta evidente en el desarrollo del tejido ocular y en la pigmentación de diferentes poblaciones del tetra cavernícola *Astyanax fasciatus*. Estas se desarrollaron bajo diferentes regímenes de iluminación: 30 días de luz constante o de oscuridad total a partir del momento en que hicieron eclosión. Los ojos de la especie de superficie (*arriba*) se hallan mucho menos desarrollados cuando crecen en oscuridad; en la especie cavernícola, que normalmente carece de ojos (*abajo*), resulta evidente el desarrollo del tejido ocular en el espécimen criado bajo luz constante.

PERDER PARA GANAR

Se aborda ahora la cuestión más intrigante de la bioespeleología: ¿Por qué se pierden algunos caracteres fenotípicos cuando los organismos cavernícolas evolucionan?

Un fenómeno biológico apenas mencionado en la bibliografía bioespeleológica y que, en mi opinión, desempeña un papel importante en la diversidad de los morfos y en la evolución de la fauna cavernícola es la plasticidad fenotípica. Varias observaciones casuales indicaban que distintas especies de peces cavernícolas y sus antepasados epigeos respondían a la presencia o ausencia de luz durante el desarrollo de la pigmentación y el aparato visual.

Mi grupo confirmó esa idea mediante el control de las condiciones lumínicas de larvas de 24 horas de vida de *A. fasciatus*. Pertenecían a tres tipos de poblaciones: epigeas (con ojos, pigmentadas), troglomórficas (ciegas, despigmentadas) y sus híbridos. Durante 30 días, algunas larvas fueron expuestas a la luz 24 horas diarias, mientras que otras estuvieron confinadas en una oscuridad total. Los resultados demostraron que los ojos de las larvas epigeas se desarrollaban mucho menos cuando los peces se criaban en la oscuridad que cuando recibían luz. Sin embargo, los resultados más espectaculares se obtuvieron con la población cavernícola: aunque, como cabía esperar, las larvas sometidas a la oscuridad no formaron ningún tejido ocular visible, las que se criaron bajo luz constante sí lo hicieron.

Ese resultado permite suponer que numerosos animales troglomórficos evolucionaron a partir de especies epigeas gracias a la plasticidad fenotípica. Dicha conclusión concuerda con el hecho de que la ausencia de luz puede desencadenar heterocronía, es decir, cambios en el momento de desarrollo de los caracteres. Se observan ejemplos de plasticidad fenotípica en los pedomorfos (animales que no alcanzan la madurez morfológica y se reproducen como juveniles) y neotenos (animales con el crecimiento detenido). Muchos organismos cavernícolas son pedomórficos o neoténicos. La mayoría de las salamandras troglóbias son pedomórficas; la mitad de las salamandras pedomórficas conocidas son troglomórficas. La neotenia está bien documentada entre los animales hipogeos, en particular los peces. Los individuos hipogeos obtienen una ventaja al convertirse en pedomorfos porque pueden reproducirse antes en su ciclo biológico. La desventaja de la menor capacidad defensiva de los individuos inmaduros se descarta porque la mayoría de los organismos cavernícolas no tienen depredadores naturales.

Esos ejemplos refuerzan asimismo la idea de que los troglomorfismos se originan por selección natural y no por el simple deterioro de un fenotipo. Sabemos que la norma de reacción (la dirección e intensidad de un cambio fenotípico en respuesta a factores ambientales) es genéticamente variable y se halla sujeta a la selección natural. Por tanto, la selección natural favorece a los individuos con una mayor capacidad de expresar rasgos específicos en las condiciones apropiadas. La plasticidad fenotípica suele ofrecer superioridad reproductora frente a un fenotipo fijado genéticamente: los fenotipos inducidos por el ambiente tienden a adaptarse mejor a las condiciones ambientales predominantes que los fijados genéticamente.

Creo que la selección natural favorece a los pedomorfos y neotenos al fijar los alelos de esos rasgos en la población cavernícola. Puesto que la mayoría de las poblaciones cavernícolas son reducidas y se hallan sometidas a presiones selectivas muy parecidas dentro de la misma cueva, el proceso evolutivo puede tardar poco.

Esa explicación se ve además respaldada por la naturaleza convergente de los caracteres troglomórficos. De hecho, podemos ver los mismos tipos de cambios inducidos por la selección entre los peces de profundidad y los peces de aguas fangosas, en los que se ha producido la reducción o pérdida de los ojos y de la pigmentación. Los patrones de evolución convergente constituyen pruebas robustas de adaptación por medio de la selección natural. El aislamiento llevará después a la especiación sobre la base de la diferenciación genética del antepasado epigeo.

HACIA UNA MAYOR COMPLEJIDAD

¿Por qué entonces la evolución de los caracteres troglomórficos no se produce en paralelo, sino que se genera una serie irregular de fenotipos? En primer lugar, porque están controlados por conjuntos de genes independientes. En segundo lugar, el grado de desarrollo de algunos de esos caracteres (como los barbillones de los peces) se halla condicionado por la historia filogenética. Por último, las presiones selectivas sobre cada uno de los caracteres pueden diferir de una cueva a otra.

¿Y qué decir de las especies no troglomórficas que viven en un ambiente hipogeo? Conocemos la abundante variación genética para la plasticidad en el seno de las poblaciones naturales, que a su vez está sujeta a selección. Asimismo, la variación genética para la plasticidad fenotípica resulta habitual: una población puede albergar variación genética para la plasticidad de un rasgo al tiempo que se muestra invariable para otro carac-

ter relacionado con el mismo parámetro ambiental. De nuevo, ello explicaría la complejidad observada en las respuestas fenotípicas entre los organismos hipogeos. Algunos presentan un grado de ceguera elevado pero muy poca despigmentación porque los genes que controlan uno de los rasgos son muy plásticos, mientras que los que controlan el otro no lo son.

La recuperación de parte del tejido ocular y de la pigmentación en los individuos de algunas especies troglomórficas, como se ha indicado arriba, puede deberse a que la población conserva cierta capacidad de modificar el fenotipo, incluso aunque esta represente un ecotipo (una población especializada genéticamente para una condición ambiental determinada). Esta idea encaja con nuestro conocimiento de la genética de poblaciones de *A. fasciatus*, en las que hallamos fenotipos muy diversos (epigeos y troglomórficos) pero una escasa diferenciación genética. El tipo troglomórfico podría caracterizarse fácilmente como un ecotipo. Bajo condiciones ambientales extremas, un genotipo con plasticidad fenotípica daría lugar a lo que parecería un ecotipo. Puede existir una notable convergencia en la norma de reacción de las diferentes poblaciones dentro de determinados ambientes.

La plasticidad puede —y debe— mantenerse en ambientes fluctuantes, en especial cuando las variaciones ambientales son predecibles en cierta medida. Otra generalización acerca del ambiente cavernícola es la antigua creencia de que se trata de un medio constante y sin fluctuaciones ecológicas. Sin embargo, ya hace algún tiempo que esta hipótesis se ha puesto en duda. Las inundaciones, por ejemplo, son acontecimientos periódicos bastante habituales en las cuevas y representan una notable alteración de las condiciones ecológicas.

No sorprende que los organismos cavernícolas en los que se ha demostrado plasticidad fenotípica sean acuáticos: esponjas, cangrejos, peces y salamandras. Las condiciones ambientales fluctúan con frecuencia en las cuevas tropicales. Presentan variaciones constantes (pero predecibles) en el nivel del agua asociadas a cambios estacionales drásticos en la precipitación, lo que contribuye a explicar la existencia de más especies y poblaciones troglomórficas en latitudes bajas que en las regiones templadas.

Las cuevas constituyen laboratorios naturales únicos. En el pasado han inspirado numerosas ideas en el campo de la biología, y todavía nos proporcionan una excelente oportunidad para confirmar y expandir nuestro conocimiento sobre la evolución de la vida sobre la Tierra. A medida que exploremos más cuevas tropicales y subtropicales, sin duda la creatividad y el oportunismo de la evolución nos sorprenderán cada vez más y nos plantearán nuevos retos.

© American Scientist Magazine

PARA SABER MÁS

Introgressive hybridization in a population of *Astyanax fasciatus* (Pisces: Characidae) at La Cueva Chica. A. Romero en *National Speleological Society Bulletin*, vol. 45, págs. 81-85, 1983.
Cavefish as a model system in evolutionary developmental biology. W. R. Jeffrey en *Developmental Biology*, vol. 231, págs. 1-12, 2001.

Replacement of the troglomorphic population of *Rhamdia quelen* (Pisces: Pimelodidae) by an epigeal population of the same species in the Cumaca Cave, Trinidad. W. I. A. Romero et al. en *Copeia*, vol. 2002, págs. 938-942, 2002.

Encyclopedia of cave and karst science. Dirigido por J. Gunn. Fitzroy Dearborn: Londres, 2004.

The end of regressive evolution: Examining and interpreting the evidence from cave fishes. A. Romero y S. M. Green en *Journal of Fish Biology*, vol. 67, págs. 3-32, 2005.

Cave biology: Life in darkness. A. Romero. Cambridge University Press, Cambridge, 2009.