



Cómo y por qué se multiplican

Peter R. Grant, B. Rosemary Grant

las especies

La radiación de los pinzones de Darwin

Cómo y por qué se multiplican las especies

La radiación de los pinzones de Darwin

Cómo y por qué se multiplican las especies

La radiación de los pinzones de Darwin

Peter R. Grant y B. Rosemary Grant

Traducido por Diego Rasskin Gutman

VNIVERSITAT
ID VALÈNCIA
PUBLICACIONS
PUV



Director de la colección:
Fernando Sapiña

Coordinación:
Soledad Rubio

Coordinadores de la serie:
Juli Peretó (Universitat de València)
Antonio Lazcano (Universidad Nacional Autónoma de México)

Con el apoyo del Centro Lynn Margulis de Biología Evolutiva de las Islas Galápagos, Universidad San Francisco de Quito

Asesores:

Fernando Baquero
Hospital Ramón y Cajal, Madrid
Jaume Bertranpetit
Universitat Pompeu Fabra, Barcelona
Nelio Bizzo
Universidade de São Paulo
Hernán Dopazo
Universidad de Buenos Aires
Amparo Latorre
Universitat de València
Arlette López Trujillo
Universidad Nacional Autónoma de México
Alicia Massarini
Universidad de Buenos Aires

Carlos Montúfar
Universidad de San Francisco de Quito
Daniel Piñero
Universidad Nacional Autónoma de México
Irina Podgorny
Universidad Nacional de La Plata
Diego Quiroga
Universidad de San Francisco de Quito
Sávio Torres de Farias
Universidade Federal da Paraíba
Gabriel Trueba
Universidad de San Francisco de Quito
Rafael Vicuña
Pontificia Universidad Católica de Chile

Esta publicación no puede ser reproducida, ni total ni parcialmente, ni registrada en, o transmitida por, un sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por ningún medio, ya sea fotomecánico, fotoquímico, electrónico, por fotocopia o por cualquier otro, sin el permiso previo de la editorial. Diríjase a CEDRO (Centro Español de Derechos Reprográficos, www.cedro.org) si necesita fotocopiar o escanear algún fragmento de esta obra.

Primera edición en inglés:

How and Why Species Multiply: The Radiation of Darwin's Finches
© Princeton University Press, 2008

© Peter R. Grant y B. Rosemary Grant, 2008

© De la traducción: Diego Rasskin Gutman, 2014

© De la presente edición, 2014:

Càtedra de Divulgació de la Ciència
www.valencia.edu/cdciencia
cdciencia@uv.es

Publicacions de la Universitat de València
<http://puv.uv.es>
publicacions@uv.es

Interior

Diseño: Inmaculada Mesa
Maquetación: JPM Ediciones
Corrección: Communico, C.B.

Cubierta

Diseño original: Enric Solbes
Grafismo: Celso Hernández de la Figuera
Ilustración de la cubierta: Carles Puche

ISBN: 978-84-370-9263-8

Depósito Legal: V-541-2014

Impresión: Guada Impresores, S. L.

ÍNDICE

PREFACIO	9
Capítulo 1. EL PROBLEMA DE LA BIODIVERSIDAD Y LOS PINZONES DE DARWIN	13
Capítulo 2. HISTORIA Y ORÍGENES	27
Capítulo 3. MODOS DE ESPECIACIÓN	41
Capítulo 4. LA COLONIZACIÓN DE UNA ISLA	51
Capítulo 5. SELECCIÓN NATURAL, ADAPTACIÓN Y EVOLUCIÓN	63
Capítulo 6. INTERACCIONES ECOLÓGICAS	83
Capítulo 7. AISLAMIENTO REPRODUCTIVO	95
Capítulo 8. HIBRIDACIÓN	113
Capítulo 9. ESPECIES Y ESPECIACIÓN	131
Capítulo 10. RECONSTRUYENDO LA RADIACIÓN DE LOS PINZONES DE DARWIN	145
Capítulo 11. FACILITADORES DE LA RADIACIÓN ADAPTATIVA	163
Capítulo 12. LA HISTORIA VITAL DE LAS RADIACIONES ADAPTATIVAS...	179
Capítulo 13. SUMARIO DE LA RADIACIÓN DE LOS PINZONES DE DARWIN	191
GLOSARIO	197
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	207
ÍNDICE ONOMÁSTICO.....	237
ÍNDICE TEMÁTICO	247
LÁMINAS DE IMÁGENES.....	261

PREFACIO

Este libro está dedicado a la memoria de David Lack, investigador pionero en lo que se ha dado a conocer como el campo de la Ecología Evolutiva. Hace sesenta años publicó su primer libro, titulado *Darwin's Finches (Los pinzones de Darwin)*. Se trataba de un libro que, gracias a un trabajo de campo de cuatro meses de duración en las Galápagos y a muchas horas de tomar medidas de ejemplares en museos, intentaba explicar la ecología y evolución de una radiación adaptativa que Charles Darwin había hecho famosa muchos años antes. Lack nos mostraba, en este libro, cómo se podían emplear datos de las observaciones de animales actuales para inferir e interpretar su historia evolutiva. Gracias a ello, estableció ni más ni menos que todo un nuevo campo del conocimiento.

David Lack murió en marzo de 1973. De algún modo nos sentimos como los continuadores de su impronta, ya que nuestro trabajo de campo sobre las mismas aves comenzó un mes antes de su fallecimiento. Habíamos hablado acerca de los pinzones de Darwin en Oxford, dos años antes, pero entonces no teníamos ninguna intención de embarcarnos en su estudio y, una vez que lo hicimos, tampoco tuvimos nunca la intención de continuarlo durante 34 años.

Parte del éxito de su libro radicaba en el uso de una prosa sencilla, en su economía de palabras y en la relativa ausencia de jerga científica. Hemos intentado escribir el tipo de libro que él habría escrito si hubiese gozado de las mismas experiencias que hemos vivido; un libro sobre la evolución de los pinzones de Darwin en 150-200 páginas. Nuestro objetivo, al igual que el de Lack, ha sido el de capturar lo esencial y resaltarlo teniendo en mente una audiencia estudiantil. Para ello, hemos reducido al mínimo las introducciones históricas así como los métodos de estudio, los análisis y las estadísticas, que pueden encontrarse en los numerosos artículos que hemos citado y en los dos libros que hemos escrito sobre los pinzones de Darwin

(Grant y Grant, 1989; Grant, 1999). Al escribir el presente libro tuvimos también en mente a posibles lectores que pudieran proceder de una gran variedad de campos de estudio y que poseyesen una curiosidad ilimitada, así como un gran sentido del asombro al acercarse al increíble mundo de la diversidad de las aves y de otros seres vivos. Para llegar a ese público más amplio, hemos escrito también un glosario de términos técnicos cuyo empleo no pudimos evitar.

Al igual que cualquier autor que se precie, David Lack dejó entrever la influencia de sus predecesores —en especial de Julian Huxley (Huxley, 1940, 1942) y de Robert Perkins (1903, 1913). El caso de Perkins resulta particularmente importante ya que, como Lack, visitó un archipiélago sin haber estudiado previamente cursos de doctorado y supo ver que lo que estaba observando era una radiación adaptativa. En su caso se trataba de los mieleros hawaianos. Las ideas que desarrolló acerca de la especiación alopátrica, la competición y la especialización de nichos en pájaros con recursos alimenticios insuficientes, que contrastaban con la falta de especialización en escarabajos sin depredadores, debió de influir en David Lack. Esta influencia no siempre tuvo el reconocimiento debido en el libro de Lack (Grant, 2000*a*). Existe un paralelismo interesante con Charles Darwin ya que *El origen de las especies* debe de haber sufrido una influencia mucho más notable de su abuelo Erasmus Darwin y de su mentor, Robert Grant, que la inicialmente reconocida por el propio Darwin. Es posible que, de manera inconsciente, nos pase lo mismo con nuestras propias fuentes.

Muchas de nuestras conclusiones son similares a las alcanzadas por David Lack. Pero, como ocurre casi siempre, tenemos nuestras diferencias. Cuatro de ellas merecen ser comentadas.

En primer lugar, Lack creía que los fósiles eran necesarios para establecer los patrones evolutivos del pasado. En el prefacio de la reimpresión de su libro en 1961 escribió lo siguiente: «Sin material fósil que proporcione una perspectiva temporal, resulta imposible estar seguro acerca de qué especies se encuentran cerca de la base y cuáles cerca de la copa del árbol evolutivo». La revolución acaecida desde 1961 gracias a la biología molecular nos ha mostrado la manera de estimar la posición de cada especie en una radiación adaptativa.

En segundo lugar, Lack creía que la cuestión que debía abordarse acerca de los pinzones de Darwin era el mantenimiento en vez del origen de las especies. En este sentido, adoptó las ideas vigentes en su tiempo (Stresemann, 1936; Dobzhansky, 1937; Huxley, 1938; Mayr, 1942) de que el proceso de especiación era inevitable a lo largo del tiempo siempre que hubiese un

aislamiento geográfico que promoviese la diversificación y que todo lo que se requería era que hubiese un lapso de tiempo suficiente como para que evolucionase la esterilidad entre las poblaciones separadas y, de este modo, cuando se produjese un contacto secundario entre ellas, la interhibridación fuese nula o casi nula. La especiación se completaría, entonces, con alopatría; en otras palabras, gracias al aislamiento geográfico que proporcionan las islas separadas. Sin embargo, al volverse a encontrar, las nuevas especies formadas siguiendo este proceso competirían por la comida, siendo poco probable que pudiesen coexistir; de ahí el problema de explicar por qué habían persistido. El problema es esencialmente ecológico (Schluter, 2000). La solución que propuso (igual que la de Perkins de 1903) fue que se había producido un proceso de divergencia evolutivo en el tamaño del pico acompañado de una reducción en la competición. Esta solución se ha visto reafirmada por investigaciones recientes, aunque una de las premisas de su argumentación ha resultado ser falsa: no se ha producido la evolución hacia la esterilidad por lo que la interhibridación sucede de hecho.

En tercer lugar, Lack buscaba evidencias para demostrar la hibridación y, al no encontrarlas, concluyó que no se trataba de un factor importante para explicar la gran variación morfológica en muchas de las poblaciones de pinzones o en su propia evolución. Gracias a una serie de observaciones llevadas a cabo en 1976 sobre la reproducción de aves anilladas se demostró que esto no era correcto (Grant y Price, 1981; Boag y Grant, 1984a) y, de hecho, en la actualidad se cree que la hibridación no es ni mucho menos un proceso insignificante, sino que se trata de una poderosa fuerza de radiación adaptativa.

En cuarto lugar, Lack consideraba que las canciones de las aves eran señales carentes de importancia para reflejar la identidad de la especie porque no eran diferentes. Trabajos más modernos, comenzando con Robert Bowman (1979, 1983), muestran que sí son importantes, aunque los individuos de una especie adquieran ocasionalmente el canto de otra.

No podemos culpar a Lack por no saber tanto como nosotros sabemos ahora. No tenía ordenadores, ni geles de electroforesis, ni cintas de grabación, ni tan siquiera la oportunidad de detectar la hibridación gracias a un estudio a largo plazo. Sin embargo, sus ideas sobre ecología han sido reforzadas tan a menudo que un investigador de los pinzones de Darwin (Schluter, 2000) ha sugerido que los pájaros ¡deberían llamarse los «pinzones de Lack»!

Reconocemos la existencia de una enorme deuda hacia mucha gente que nos ha ayudado a llevar a cabo nuestras investigaciones a lo largo de

Peter R. Grant y B. Rosemary Grant

todos estos años, que no podemos por menos que agradecer. Todo comenzó con los consejos de Robert Bowman y una temporada de cuatro meses de trabajo de campo de Ian y Lynette Abbott, seguida de varias salidas para investigar de Laurene Ratcliffe, Peter Boag, Trevor Price, Dolph Schluter, Stephen Millington, Lisle Gibbs, Lukas Keller y Ken Petren, y muchos de sus asistentes. Nuestras hijas Nicola y Thalia nos han ayudado de muchas maneras; en el caso de Thalia durante todo el tiempo que estuvimos trabajando en las Galápagos. Inicialmente nuestro trabajo se vio subvencionado por la Universidad de McGill y, más tarde, gracias al apoyo de la National Science and Environmental Research Council de Canadá y la National Science Foundation de Estados Unidos mientras trabajábamos en la Universidad de McGill, la Universidad de Michigan y la Universidad de Princeton. Nuestra investigación no habría sido posible sin el apoyo continuo de la Fundación Charles Darwin, la Estación de Investigación Charles Darwin y el personal de los Parques Nacionales de las Galápagos. Varias partes del manuscrito fueron leídas por Margarita Ramos y Dolph Schluter, así como por tres revisores y por Sam Elworthy. Agradecemos sus numerosas correcciones y útiles sugerencias. Agradecemos a Dimitri Karetnikov por su inestimable ayuda con las ilustraciones.

Enero del 2007

Capítulo 1

EL PROBLEMA DE LA BIODIVERSIDAD Y LOS PINZONES DE DARWIN

Ahora bien, se trata de un principio de la evolución zoológica muy bien conocido el que una región aislada, siempre que tenga suficiente variedad topográfica, de suelos, clima y vegetación, dará lugar a una diversidad de fauna de acuerdo con la ley de radiación adaptativa desde tipos primitivos y centrales. Saldrán ramas en todas las direcciones para aprovechar toda posibilidad de asegurarse el alimento.

(Osborn, 1900: 563, del original inglés)

He afirmado que en las trece especies de pinzones terrestres, se puede trazar una gradación casi perfecta, desde un pico extraordinariamente grueso a uno tan fino que puede compararse al de una curruca.

(Darwin, 1839: 475, de la edición inglesa)

BIODIVERSIDAD

Vivimos en un mundo tan rico en especies que no sabemos cuántas hay. Sumando todas las que conocemos, desde los virus de la gripe a los elefantes, se llega a un total de millón y medio (Wilson, 1992, capítulo 8). El número real es casi seguro de al menos cinco millones, quizás diez, o incluso veinte, y aunque es muy elevado, es una pequeña fracción de los que han existido, ya que la gran mayoría se ha extinguido. El conocimiento acerca de la riqueza biológica del planeta está en constante expansión, por ejemplo, cada semana se encuentran nuevas especies de peces marinos. Sin embargo, la tasa de descubrimiento de organismos que presenten diferencias notables con los ya conocidos se está desacelerando, y el descubrimiento de un nuevo Orden, Clase o Filo es un evento extremadamente raro.

Los nuevos hallazgos se van incorporando a un marco linneano existente que normalmente no se modifica. Pero aunque el inventario biológico de la vida en la Tierra sea incompleto, sabemos lo suficiente como para proponer un gran desafío a los biólogos evolutivos. ¡Explicadlo! ¿Por qué son las especies tan diversas y por qué hay tantas?

El desafío ha sido recogido y aceptado por diversos y numerosos estudios. Por ejemplo, en el estudio de los patrones de las alas de mariposa (Jiggins *et al.*, 2006), filogenias de plantas (Soltis *et al.*, 2005) y en fósiles de ballena (Gingerich, 2003) por nombrar sólo tres de ellos. Nosotros nos acercamos al desafío estudiando los niveles inferiores de la jerarquía linneana, desde las poblaciones, especies y géneros, arguyendo que contienen las semillas de las diferencias en los niveles superiores de clases, fila y reinos. Las lecciones aprendidas en los niveles inferiores se pueden extrapolar a niveles más altos, donde los caminos evolutivos que conectan a taxones relacionados son menos claros. Elegimos estudiar un solo grupo de especies relacionadas e intentamos responder a las siguientes preguntas: ¿de dónde vienen?, ¿cómo se diversificaron?, ¿qué causó que se diversificaran en la medida en que lo hicieron (ni más ni menos)? y ¿durante qué período de tiempo ha ocurrido esto?

LA ELECCIÓN DE LOS ORGANISMOS

Lo ideal (también lo más cómodo) es que el grupo posea más que unos pocos integrantes, pero que no llegue a ser multitud. Preferiblemente deben vivir en el mismo lugar geográfico en el que evolucionaron ya que esto nos ayuda a interpretar su pasado evolutivo. Deben ser fáciles de estudiar en cautiverio y en la naturaleza y deberían haber dejado un buen registro fósil de su historia, fácil de recuperar e interpretar.

Aquellos organismos que se acercan a este ideal son justamente los miembros de una radiación adaptativa. Una radiación adaptativa es la evolución rápida a partir de un ancestro común de distintas especies que ocupan nichos ecológicos distintos (Givnish y Sytsma, 1997; Schluter, 2000). Estos organismos son lo suficientemente numerosos como para llevar a cabo comparaciones cuantitativas, lo suficientemente similares como para que podamos reconstruir sus vías de diversificación y viven en ambientes donde las rutas se pueden interpretar de forma adaptativa (o no).

Los principales candidatos para el estudio son aquellos géneros ricos en especies que viven en la misma región. Existen numerosos ejemplos. Algu-

nos de los más conocidos y que exhiben una diversidad impresionante son los peces cíclidos de los Grandes Lagos africanos (Kocher, 2004; Joyce *et al.*, 2005; Seehausen, 2006), los lagartos del género *Anolis* (Losos, 1988) y las ranas del género *Eleutherodactylus* (Hedges, 1989) de América Central, América del Sur y el Caribe así como el género *Drosophila* (DeSalle, 1995) y la «alianza de las silverswords» de especies de plantas compuestas (Barrier *et al.*, 1999) del archipiélago hawaiano. Algunos de estos grupos poseen cientos de especies: sólo en el género *Eleutherodactylus* hay más de 700 especies (Crawford y Smith, 2005) y en el caso de la *Drosophila* hawaiana, el total se acerca a las mil especies (Kaneshiro *et al.*, 1995; Kamby-sellis y Craddock, 1997). Además de estos grupos están también las numerosas especies de mariposa del género *Heliconius* en América del Sur y América Central (Mallet *et al.*, 1998), caracoles del género *Partula* en la Polinesia (Johnson *et al.*, 2000), árboles dipterocarpos en Asia (Ashton, 1982), higueras y avispas de higueras distribuidas en gran parte de los trópicos (Weiblen, 2002), así como orquídeas y abejas asociadas (Pemberton y Wheeler, 2006), etc. La lista es mucho más extensa y aunque no cumplan de manera más o menos estricta todos los requisitos necesarios para ser consideradas grupos de especies pertenecientes a una radiación adaptativa (Schluter, 2000) son ciertamente ricas en número y en diversidad.

Un grupo más compacto y manejable que los que acabamos de referir es un pequeño número de aves notables conocido como los pinzones de Darwin (láminas 1 y 2). Son únicos en cuanto a lo que pueden ofrecer a un biólogo. Son tan similares entre sí que la transformación de una especie a otra puede ser reconstruida con facilidad. Son accesibles y su comportamiento puede ser estudiado con facilidad porque son mansos. Y algo que resulta de lo más importante, ninguna especie se ha extinguido por culpa de las actividades humanas.

LOS PINZONES DE DARWIN

Quitando una sola especie que habita en la Isla del Coco, los pinzones de Darwin (subfamilia *Geospizinae*) viven confinados dentro de las islas Galápagos de Ecuador (figura 1.1). Dependiendo del tipo de clasificación se cuentan entre 14 y 15 especies (tabla 1.1), lo cual es un número conveniente para llevar a cabo un estudio completo. Se trata de un caso clásico de radiación adaptativa (figura 1.2): todos proceden de un ancestro común y se han diversificado rápidamente tanto en su morfología como en su

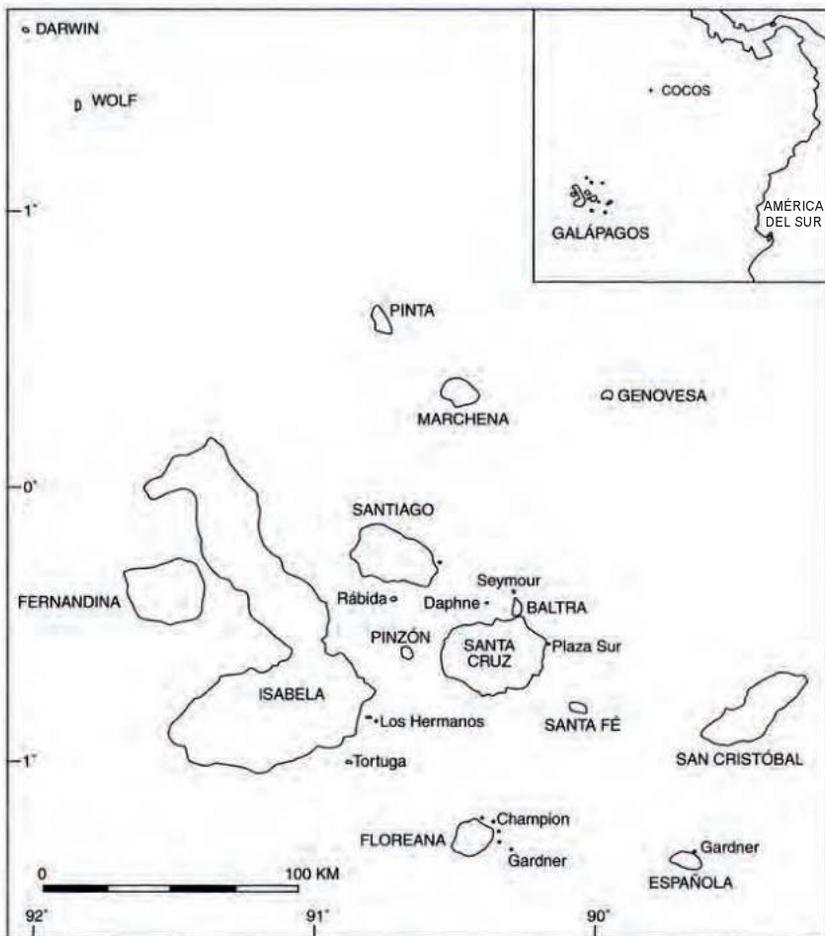


Figura 1.1. Mapa de las islas Galápagos. De Grant *et al.* (2005a).

posición ecológica. Debido a que habitan en el mismo ambiente en el que evolucionaron, que ha permanecido mayormente sin cambios, cualquier cosa que aprendamos acerca de su ecología y evolución nos proporcionará información acerca del proceso de especiación y radiación adaptativa en condiciones totalmente naturales. Por ejemplo, hay poblaciones de la misma especie que viven en islas distintas (tabla 1.2) y que en algunos casos ocupan distintos nichos ecológicos. Por el contrario, especies emparentadas estrechamente habitan en la misma isla pero son distintas. Esto nos permite investigar la naturaleza del alcance de la barrera reproductiva entre

TABLA 1.1

Especies de pinzones de Darwin. *C. olivacea* podría considerarse dos especies sobre la base de la evidencia genética (figura 2.1)

Los pinzones carpinteros y de pantano (manglar) han sido considerados miembros de un género débilmente diferenciado, *Cactospiza* (Grant, 1999).

<i>Nombre científico</i>	<i>Nombre en castellano</i>	<i>Peso aproximado (gramos)</i>
<i>Geospiza fuliginosa</i>	Pinzón terrestre pequeño	14
<i>Geospiza fortis</i>	Pinzón terrestre mediano	20
<i>Geospiza magnirostris</i>	Pinzón terrestre grande	34
<i>Geospiza difficilis</i>	Pinzón terrestre de pico afilado	20
<i>Geospiza scandens</i>	Pinzón de cactus común	21
<i>Geospiza conirostris</i>	Pinzón grande de cactus	28
<i>Camarhynchus parvulus</i>	Pinzón pequeño de árbol	13
<i>Camarhynchus pauper</i>	Pinzón mediano de árbol	16
<i>Camarhynchus psittacula</i>	Pinzón grande de árbol	18
<i>Camarhynchus pallidus</i>	Pinzón carpintero	20
<i>Camarhynchus heliobates</i>	Pinzón de pantano (manglar)	18
<i>Platyspiza crassirostris</i>	Pinzón vegetariano	35
<i>Certhidea olivacea</i>	Pinzón curruca	8
<i>Pinaroloxias inornata</i>	Pinzón de la Isla del Coco	16

ellas, así como la cuestión acerca de cómo y por qué las especies se mantienen separadas. Por lo tanto, si consideramos las poblaciones a lo largo de todo el archipiélago, es como si el proceso de especiación en su conjunto estuviera representado en todos sus estadios desde el comienzo hasta el final: un proceso que va desde una divergencia inicial hasta un aislamiento reproductivo, repetido muchas veces.

Estas ventajas son realmente considerables para llevar a cabo su estudio. En contrapartida existen dos inconvenientes: por un lado, la escasa posibilidad de manipulación y análisis experimental y, por otro, la ausencia de fósiles a excepción de los muy recientes. Como veremos, algunas investigaciones experimentales son posibles y las moléculas a veces nos pueden ayudar allí donde nos fallan los fósiles.

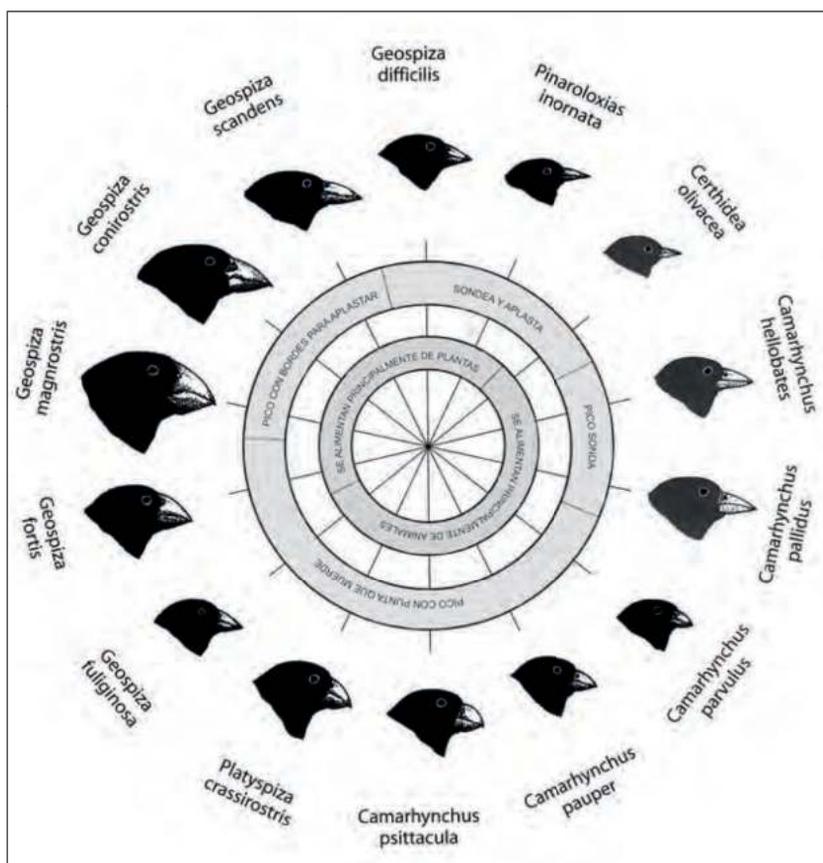


Figura 1.2. Los pinzones de Darwin, ilustrados para resaltar la radiación y no su genealogía (lámina 1), como la copa de un árbol vista desde arriba. De Grant (1999).

LA DIVERSIDAD DE LAS ESPECIES DE PINZONES DE DARWIN

Como punto de partida para analizar la evolución de los pinzones de Darwin hemos seguido la clasificación clásica de Lack (1945, 1947), llevada a cabo por medio de un minucioso estudio de los especímenes de museos. Las muestras de ejemplares de una misma isla tienden a clasificarse dentro de grupos discretos: especies diferentes. Las diferencias entre especies persisten aunque alguna vez se reproduzcan entre ellas: esta es la esencia del concepto biológico de especie (Wright, 1940; Mayr, 1942).

TABLA 1.2

Distribución de los pinzones en las 18 islas principales.

B = se cruzan, (B) = posible cruzamiento, E = extinto, (E) = probablemente haya existido como una población reproductora en otro tiempo, ahora extinto. Los linajes de *olivacea* y *fusca* del género *Certhidea* se muestran por separado.

	<i>G. magni-</i> <i>rostris</i>	<i>G. fortis</i>	<i>G. fuligi-</i> <i>nosa</i>	<i>G. difficilis</i>	<i>G. scandens</i>	<i>G. conir-</i> <i>ostris</i>	<i>C. pitir-</i> <i>acula</i>	<i>C. pauper</i>	<i>C. par-</i> <i>vulus</i>	<i>C. pallidus</i>	<i>C. bello-</i> <i>hates</i>	<i>P. crassi-</i> <i>rostris</i>	<i>C. olivacea</i>	<i>C. fusca</i>
Seymour		B	B		B									
Balra		B	B		B									
Isabela	B	B	B	(E)	B		B		B	B	B	B	B	
Fernandina	B	B	B	B			B		B	(B)	E	B	B	
Santiago	B	B	B	B	B		B		B	B		B	B	
Rábida	B	B	B		B		(E)		(E)			(E)	B	
Pinzón	B	B	B		(B)		E		B	B		E	B	
Santa Cruz	B	B	B	E	B		B		B	B		B	B	
Daphne	B	B	B		B		B		B					
Santa Fe	B	B	B		B		B		B			(E)	B	B
S.Cristóbal	E	B	B	(E)	B				B	B		B	B	B
Espanola			B		B		B			B			B	B
Florcana	E	B	B	E	B		B	B	B			B	E	B
Genovesa	B		B	B	B								B	B
Marchena	B	B	B		B		B					B	B	B
Pinta	B	B	B	B	B		B					B	B	B
Darwin	B	B	B	B	B								B	B
Wolf	B	B	B	B	B								B	B

Las especies difieren en cuanto a su plumaje y a su morfología de la siguiente manera (lámina 2). Seis especies de pinzones terrestres (género *Geospiza*) se parecen en cuanto que presentan un plumaje hembra de color marrón y con rayas mientras que los machos son de color negro y sin rayas. Las características del plumaje los diferencia de un grupo de cinco especies de pinzones arbóreos (*Camarhynchus*), quienes presentan un tono más verde de oliva que marrón y pocas o ausencia total de rayas. Los machos de tres especies de este último grupo tienen la cabeza, los hombros y el pecho de color negro, mientras que los machos de las otras dos especies (*C. pallidus* y *C. heliobates*) no exhiben nunca el color negro, igual que los pinzones curruca (*Certhidea*). El pinzón vegetariano (*Platyspiza*) combina el color de los pinzones terrestres con un escaso plumaje negro al igual que tres de los pinzones machos arbóreos del género *Camarhynchus*. Finalmente, la especie solitaria de la Isla del Coco (*Pinaroloxias*) comparte las características del plumaje de los pinzones terrestres de las Galápagos.

Las especies de cada grupo de pinzones (terrestres y arbóreos) difieren entre sí hasta cierto punto en el tamaño corporal, pero especialmente en la forma y el tamaño de sus picos (figura 1.2). Así es como los diferenciamos a simple vista: por su apariencia. Además, tanto el pinzón curruca como el vegetariano y el de la Isla del Coco poseen unos picos muy distintivos. En definitiva, no hay dos especies dentro de la totalidad del grupo de los pinzones de Darwin que posean la misma morfología del pico.

Estas breves observaciones sirven para captar la esencia de los tres ejes de variación en la radiación de los pinzones de Darwin: el pico como eje principal y los ejes de menor tamaño del cuerpo y plumaje. La variación es continua tanto en el caso del pico como en la variación de tamaño del cuerpo y discreta y agrupada en el caso del plumaje. Un aspecto importante es cómo se sitúan las especies dentro de los ejes. Algunas especies están sorprendentemente muy juntas, como los pinzones terrestres pequeños, medianos y grandes (lámina 2). Otros aparecen más separados y el pinzón curruca es el que más apartado se sitúa de los demás. Considerados en su conjunto, los pinzones de Darwin varían en un rango que va desde una pequeña curruca de 8 g a un pájaro de pico grande de 35 g.

Su posición ecológica respecto a sus hábitos alimenticios coincide con su diversidad morfológica, por lo que la radiación de los pinzones de Darwin se describe como adaptativa (Lack, 1947; Bowman, 1961). Los pinzones terrestres se alimentan a menudo en el suelo, consumiendo una variedad de semillas y artrópodos, así como frutos y semillas del nopal (*Opuntia*). Los pinzones arbóreos viven en los árboles y son insectívoros.

El pinzón vegetariano se llama así por su dieta vegetariana y el pinzón curruca se alimenta de néctar y de una variedad de arañas e insectos de pequeño tamaño.

ESPECIES Y POBLACIONES

Las simples descripciones morfológicas que acabamos de comentar no hacen justicia a la complejidad en la asignación de algunas poblaciones a sus especies respectivas. Aunque las especies son discretas cuando co-ocurren en la misma isla, las fronteras entre las especies no siempre son claras cuando se considera todo el archipiélago. Esto es de esperar en radiaciones jóvenes, en curso y adaptativas; volveremos sobre este punto en capítulos posteriores. La difuminación de los límites morfológicos discretos es lo que hace de los pinzones un grupo tan prometedor y a la vez un gran reto para el estudio de la especiación.

Darwin (1842) escribió acerca de esto último siete años después de que él, junto con Fitzroy (capitán del *Beagle*) y sus asistentes recogieran los primeros especímenes en 1835:

El hecho más curioso es la perfecta gradación en el tamaño de los picos de las diferentes especies de *Geospiza*.

Lo cual le llevó a establecer la siguiente conjetura evolutiva de carácter profético:

Al observar esta gradación en la diversidad estructural en un grupo de aves pequeño e íntimamente relacionado, uno no puede por menos que especular que, a partir de una escasez original de aves en este archipiélago, una especie se ha modificado para satisfacer diferentes objetivos.

Traducido al lenguaje de la biología evolutiva, «se ha modificado para satisfacer diferentes objetivos» significa adaptación por selección natural.

La complejidad en la asignación de algunas poblaciones a sus respectivas especies aparece de dos maneras. En primer lugar, las poblaciones de una misma especie difieren de una isla a otra (figura 1.3). Aunque en una misma isla las especies son diferentes, como se ilustra en la figura 1.3 con las especies de pinzones terrestres de Marchena, un individuo de gran tamaño de una especie pequeña puede ser muy parecido a una especie de mayor tamaño en otra isla (Lack, 1945, 1947; Grant *et al.*, 1985). Por ejemplo, los pinzones

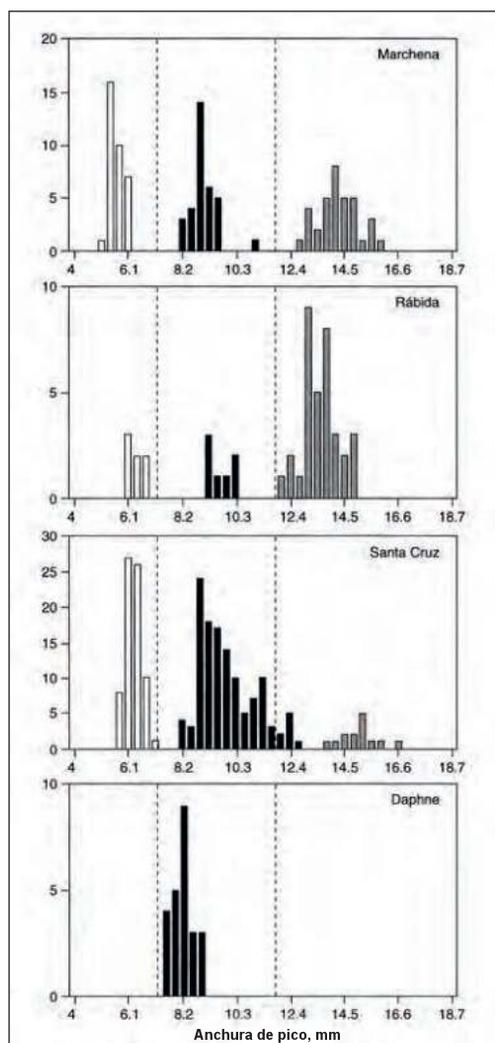


Figura 1.3. Distribución de la frecuencia de ancho de pico de tres especies de pinzones, *G. fuliginosa* (blanco), *G. fortis* (negro) y *G. magnirostris* (gris). Son aproximadamente simétricas y ampliamente separadas en la mayoría de las islas (por ejemplo, Marchena y Rábida), pero no en Santa Cruz. Aquí *G. fortis* es excepcionalmente variable y los individuos más grandes son más grandes que los más pequeños de la especie *G. magnirostris* de Rábida. La posibilidad de hibridación entre *G. fortis* y *G. magnirostris* es mucho menos probable en Santa Cruz, lo cual se desprende de la forma de la distribución de *G. fortis*, que está fuertemente inclinada hacia *G. magnirostris*. En Daphne Mayor la distribución de tamaños de los picos de *G. fortis* se desplaza en la dirección opuesta debido a la práctica ausencia de las otras dos especies (capítulos 5 y 6). Basado en mediciones de especímenes machos en diversos museos (Grant *et al.*, 1985).

terrestres medianos en Santa Cruz son más grandes en promedio, y varían mucho más que en otros lugares. Como resultado, los individuos más grandes de esta población tienen un pico más grande que el más pequeño de los pinzones terrestres de gran tamaño (*G. magnirostris*) en la Rábida (figura 1.3). Por lo tanto, no siempre es fácil decidir dónde trazar la línea entre especies. Sin embargo, a pesar de algunas similitudes que llevan a confusión, los individuos en una isla rara vez son difíciles de clasificar (Lack, 1947).

En segundo lugar, poblaciones bien diferenciadas en dos islas podrían ser consideradas especies separadas. No hay manera clara e inequívoca de decidir si los miembros de esas poblaciones se cruzan entre sí y, por lo tanto, si las poblaciones merecen ser reconocidas como una especie (conespecíficas) o dos (heteroespecíficas). Los dos principales ejemplos se encuentran en el grupo de pinzones terrestres. Seis poblaciones de pinzones de pico afilado (*G. difficilis*) están unidas por características comunes de la forma del pico, pero difieren entre sí en el tamaño de un modo lo suficientemente significativo como para intentar responder a esta cuestión. Por ejemplo, en Genovesa el peso promedio es de 12 g, mientras que en Santiago es de 27 g! Las poblaciones de los pinzones grandes de cactus (*G. conirostris*) en Genovesa y Española son morfológicamente similares entre sí más que cualquiera de ellos lo es respecto al pinzón de cactus (*G. scandens*), pero no co-habitan con el pinzón de cactus en ningún sitio, por lo que quizás deberían ser consideradas conespecíficas con ésta.

La primera de estas complicaciones plantea interrogantes sobre la identidad de los individuos, la segunda plantea interrogantes sobre la identidad de las especies. No son sólo enigmas taxonómicos. Son manifestaciones del problema central darwiniano de llegar a comprender cómo se forman las especies. Parafraseando a Dobzhansky (1937) y Mayr (1942), el problema es cómo una población de individuos que se aparean entre sí llega a dividirse en dos, con poco o ningún entrecruzamiento entre ellos: cómo se multiplican y se diversifican, y por qué.

ORGANIZACIÓN DEL LIBRO

En este libro intentamos explicar la diversificación evolutiva de los pinzones de Darwin en términos geográficos, de comportamiento, ecología y genética. Las explicaciones se basan en aspectos de selección natural y sexual, deriva genética al azar, intercambio de genes a través del proceso de hibridación (introgresión) y evolución cultural y genética. Un factor de

gran importancia que uno de todos estos aspectos es la gran fluctuación que aparece con frecuencia en las condiciones climáticas con sequías, por un lado, y condiciones extremadamente húmedas (El Niño), por otro. Una conclusión importante a la que llegaremos es que el cambio ambiental es una fuerza impulsora importante y observable para comprender el origen de nuevas especies. Utilizando datos procedentes de estudios de pinzones actuales, analizaremos cómo y por qué la radiación se desarrolló en la forma en que lo hizo. Nos centraremos en la cuestión de cómo el cambio ambiental en el pasado ha influido en la multiplicación de las especies de pinzones y cómo algunas de las propiedades de los pinzones pueden haber supuesto una predisposición a la diversificación.

Empezamos (capítulo 2) mediante el uso de datos genéticos moleculares para estimar las relaciones filogenéticas, es decir, las relaciones genealógicas entre las poblaciones y especies de pinzones de Darwin, y entre éstas y sus posibles familiares en América Central y del Sur. Se describirán también los cambios en el medio ambiente que han ocurrido desde que los pinzones llegaron a las Galápagos. Esta información sienta las bases para considerar cómo podría haber tenido lugar el proceso de especiación en teoría (capítulo 3). Los capítulos siguientes exploran cada uno de estos pasos con datos reales. En primer lugar, utilizamos la información ecológica para describir lo que sucede cuando se coloniza una isla y se establece una nueva población (capítulo 4), cómo se lleva a cabo la adaptación por selección natural (capítulo 5) y la competencia por los recursos contribuye a la selección natural y a la evolución (capítulo 6). A continuación nos centramos en la importante cuestión de cómo cada individuo elige a su pareja y en qué consiste la barrera que impide el cruzamiento entre especies (capítulo 7). A veces, la barrera se rompe, y se produce el cruzamiento. Examinaremos las causas y consecuencias de la hibridación en el capítulo 8. El capítulo 9 utiliza la información y las ideas desarrolladas hasta ahora para analizar el problema de cómo reconocer cada especie. El capítulo 10 se centra en las diferencias entre las especies formadas tempranamente durante la radiación y aquellas que se formaron en una etapa tardía de ésta, e intentaremos explicarlo en términos de las respuestas a las nuevas oportunidades ecológicas y al equilibrio entre la especiación y la extinción. En el capítulo 11 se ofrece una explicación de por qué los pinzones de Darwin sufrieron un proceso de radiación cuando otras aves en el mismo entorno no lo hicieron. Situaremos la radiación de los pinzones de Darwin en un contexto más amplio en el capítulo 12, señalando tres etapas por las que se pasa cuan-

do ocurre una radiación. Los pinzones de Darwin son un ejemplo de la primera etapa. Concluiremos este capítulo con una breve síntesis: una teoría sintética de la radiación adaptativa. El capítulo 13 resume las principales características de la radiación de los pinzones de Darwin, pone de relieve lo que no sabemos y sugiere algunas orientaciones futuras para subsecuentes estudios.

Cómo y por qué se multiplican las especies

sin fronteras
biología evolutiva

Las experiencias de Darwin en el archipiélago de Galápagos en 1835 inspiraron en parte sus teorías revolucionarias acerca de la evolución y la selección natural. En este breve ensayo, Peter y Rosemary Grant explican cómo estos pinzones estudiados por el propio Darwin, y así llamados en su honor, han seguido proporcionando valiosa información científica sobre el origen y la evolución de nuevas especies.

Con un bagaje de conocimiento único, que se apoya en continuas observaciones sobre la evolución de los pinzones de Darwin durante un periodo de treinta y cuatro años, el matrimonio Grant traza la historia evolutiva de catorce especies diferentes a partir de un ancestro común que vivió hace tres millones de años. Analizan, en un lenguaje accesible, los múltiples factores que influyen en la evolución de los pinzones: la forma y el tamaño del pico, el aislamiento geográfico y el cambio climático, mostrando, al mismo tiempo, cómo las herramientas de laboratorio de la genética molecular y de la biología del desarrollo pueden combinarse con observaciones y experimentos sobre las aves en el campo para proporcionar una comprensión más profunda acerca de las causas que hacen que nuestro planeta posea una riqueza y una diversidad biológica tan grande.