

Estudio filogenético de los peces ciegos del género *Lucifuga* (Pisces Ophiidiidae) III. Aspectos evolutivos

R. VERGARA R.

Instituto de Geografía, Academia de Ciencias de Cuba

Recibido: 24 de diciembre de 1979

ABSTRACT. A method is proposed for calculating the values of the rates of evolution which occurred in the species belonging to the genus *Lucifuga*, employing mainly qualitative characters. The method afford a reasonably objective representation of the process under study, given a set of cladogenetic events and the time elapsed between them. It is concluded that the Cuban species of *Lucifuga* evolved with a rate which almost eight fold to that employed in the formation of the stem species. It is concluded also, that the increased directional selection pressure, leads to the progressive achievement of the process of troglobitization in these fishes, as well as their most apomorphous condition, shared with the genetic drift as a secondary factor. Finally, it is concluded that these fishes are *K*-strategists, on the basis of the interrelationships of their morpho-physiological qualities with their conditions of life, which are discussed.

RESUMEN. Se presenta un método para calcular los valores de las tasas de cambio evolutivo ocurridas en las especies del género *Lucifuga*, con el empleo de caracteres prevalentemente cualitativos. El método proporciona una representación razonablemente objetiva del proceso creciente de troglobitización de estos peces. Se concluye que las especies cubanas evolucionaron con una tasa de cambio de casi ocho veces de la requerida para la especie ancestral del género. Se concluye, además, que la selección direccional y, en segundo término, la deriva genética son los factores causales determinados en la evolución de las especies consideradas. Por último, se consideran las interrelaciones existentes entre los caracteres morfológicos, fisiológicos y ecológicos y se concluye que estos peces son representantes de la estrategia de la *K*.

INTRODUCCION

Los cambios resultantes del proceso creciente de troglobitización de las especies del género *Lucifuga*, en especial, de las ancestrales, causados por las nuevas presiones de selección que las mismas confrontaron estuvieron interrelacionadas con sus cualidades morfofisiológicas,

Esencialmente el proceso consiste en la interrelación de: a) una adaptación creciente al desempeño de las funciones vitales dentro de un ambiente estabilizado y severo y b) de repetidos eventos cladogenéticos, favorecidos por los movimientos alternados de expansión y contracción de las tierras emergidas a partir del Plioceno, que originaron el aislamiento de las especies consideradas durante su progresión espacio-temporal.

Esta tercera contribución tiene dos objetivos: obtener una representación, razonablemente objetiva, de las tasas de cambio evolutivo que tuvieron lugar en la formación de estas especies, basada en caracteres prevalentemente cualitativos; e interpretar adecuadamente el curso de la evolución de estos peces, a la luz de la ecología evolutiva y de la genética de poblaciones.

MATERIALES Y METODOS

Los resultados aquí presentados se fundamentan exclusivamente en el análisis previamente realizado de los caracteres seleccionados para trazar la filogenia de estas especies (*Vergara, 1980*).

Para medir las tasas de cambio evolutivo se procedió a una representación en dos dimensiones, de la manera siguiente: sobre el eje de las abscisas se situaron los momentos estimados en que tuvieron lugar los eventos cladogenéticos, de acuerdo con la duración temporal establecida por la escala geológica y con lo indicado en la parte II (*Vergara, 1981*), mientras que sobre el eje de las ordenadas se situaron, a intervalos iguales, los puntos representativos de los citados eventos cladogenéticos.

Por los puntos del plano así determinados, se procedió a trazar una curva de interpolación, en este caso una parábola, que muestra gráficamente los cambios en las tasas de evolución de estos peces y de su especie ancestral (*Protolucifuga*).

Las citadas tasas pueden identificarse matemáticamente, por las pendientes (derivadas) de la curva de interpolación en cada punto. Para determinar las unidades de medida que proporcionen una pendiente precisa en los diferentes puntos de la curva, los intervalos tomados sobre el eje de las ordenadas, se consideran iguales a la unidad.

RESULTADOS Y DISCUSION

La observación de la curva representada en la Fig. 1, permite apreciar un aumento sostenido en las tasas de cambio evolutivo de los grupos

monofiléticos involucrados, de acuerdo con las argumentaciones establecidas en las dos contribuciones anteriores. La explicación que puede extraerse de estos resultados es que, con el incremento de las presiones de selección direccional se obtiene una adaptación más acentuada a las condiciones de vida de las cavernas subterráneas y un aumento en el índice de apomorfia y en la tasa de especiación (cladogénesis).

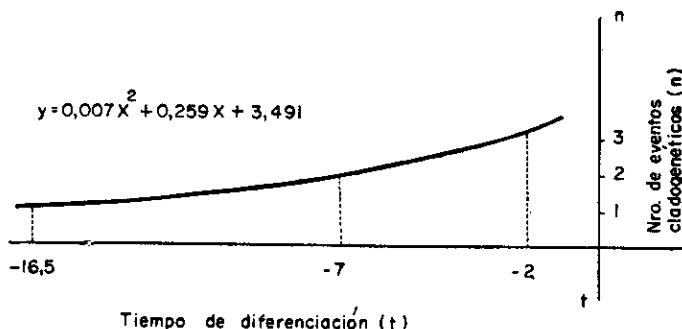


Fig. 1. Curva de interpolación representativa del proceso evolutivo (troglobitización) bajo estudio. Es una parábola, resultante de la interrelación entre los tres eventos cladogenéticos implicados considerados iguales a la unidad (eje de las ordenadas) y los tiempos de diferenciación con que tuvieron lugar los mismos, expresados en millones de años (eje de las abscisas).

Además, si se parte de la base de que las frecuencias génicas están íntimamente correlacionadas con los agentes selectivos ambientales, es lícito concluir que las causas determinadas de la diferenciación existente (y apocoría asociada) entre el grupo monofilético, presente en las Bahamas (con un fondo genético poco diferente del de la especie ancestral) y el apomórfico, presente en Cuba occidental (cuyo fondo genético difiere más) se deben a que dichos agentes, aunque relacionados, no son semejantes.

El mayor valor encontrado en los resultantes de los cálculos corresponde a la tasa de cambio evolutivo del grupo hermano apomórfico (Tabla I), debido a la mayor adecuación genética de sus especies, logrado en un tiempo de diferenciación menor (2 millones de años; Pleistoceno Superior-Reciente). Esto representa casi 1,4 (1,372) veces de la velocidad alcanzada por el grupo hermano plesiomórfico, formado en un tiempo de

diferenciación mayor (7 millones de años; Plioceno Superior-Pleistoceno Inferior); la evolución de este grupo monofilético, aunque menos rápida que la del anterior transcurrió con una velocidad de casi 6 veces (5,75) a la que requirió en formarse y evolucionar la especie ancestral (*Protolucifuga*), que dio origen al proceso de troglobitización a partir de su antecesor marino. Este primer evento cladogenético tuvo lugar en un tiempo apreciablemente mayor (17,5 millones de años; Mioceno Superior-Plioceno Inferior), en asociación con una adecuación genética disminuida. Estos resultados indican que el proceso fue más intenso y rápido en el territorio cubano: 7,607 veces de la que se requirió para la formación del género.

TABLA I

Tabla de la función		Valores de las tasas de cambio evolutivo obtenidos en cada evento cladogenético
x	y	
-16,5	1	$\frac{dy}{dx} \Big _{-16,5} = 0,028$
- 7	2	$\frac{dy}{dx} \Big _{- 7} = 0,161$
- 2	3	$\frac{dy}{dx} \Big _{- 2} = 0,221$

Se observa el aumento creciente de los valores de las tasas de cambio evolutivo. El evento cladogenético 3 correspondiente a la formación de las especies cubanas, ocurrió con una velocidad extremadamente rápida casi 8 veces con relación al de la especie ancestral y casi 1,4 veces con relación al de su grupo hermano plesiomórfico (las derivadas corresponden a las pendientes de los interceptos a la curva de la Fig. 1).

Puesto que este último puede considerarse como degenerativo, se puede argumentar que la pérdida del ajuste previo ecológico y fisiológico, de las condiciones de un medio variable a otro constante, conduce a una variabilidad genética cada vez menor; y las tasas de mutación serán mucho más rápidas en el desarrollo de estructuras en vías de degeneración, bajo la influencia de la selección estabilizadora, a la que debe añadirse también la deriva genética como un factor secundario.

Si no existen conexiones, la amplitud del espacio que separa dos o más cavernas, al actuar como una barrera, impedirá el flujo genético entre las poblaciones. De acuerdo con Dobzhansky (1947), la restricción de la

variabilidad genética, conduce al riesgo de la disminución de la adaptabilidad de las poblaciones a los cambios ambientales, debido al alto nivel de adecuación genética alcanzado por las mismas.

Además de los dos factores anteriormente expuestos —aislamiento y alta adecuación genética— deben considerarse otros cinco que contribuyen sustancialmente en el proceso evolutivo del género *Lucifuga*:

El tamaño: son los troglobios acuáticos mayores de las cavernas subterráneas donde habitan (Silva, 1974).

La circunstancia de ser *depredadores* —como sus antecesores brosmofílico— y de ocupar el nivel trófico más alto en su medio.

Estos dos factores actúan conjuntamente en favor de la estabilidad del hábitat en que se encuentran los peces ciegos, pues contribuyen a su heterogeneidad, desde el punto de vista ecológico. Por otra parte, como establece Culver (1970) no debe dejar de ser considerado el hecho de que las cavernas con cuerpos de agua son, generalmente, de gran extensión y profundidad, lo que redunda en la heterogeneidad especial del hábitat.

La ausencia de depredadores y las condiciones ecológicas estables cooperan a que estos peces tengan *una gran longevidad*. Esta, en el nivel individual es ontogenética, y ante todo es función del fondo genético de la especie, que al actuar en el metabolismo celular y fijarse en el mismo, redunda en la longevidad, en el nivel ontogenético y por tanto, en su filogenia, posteriormente.

Además, como es característico del grupo a que pertenecen, (*Brosmophycinæ*) se debe añadir la *viviparidad*, como otro factor de importancia capital, pues ejerce un equilibrio entre la densidad de las poblaciones y el alimento disponible y por último el fenómeno de la *oofagia* (Lane, 1903): el embrión, al alcanzar su máximo desarrollo se nutre a expensas de los huevos no eclosionados.

Gracias a estos factores, estos peces logran regular sus poblaciones dentro de su hábitat restringido y moderadamente pobre en recursos; donde son eficientes en el logro de su viabilidad. Son, pues, exponentes de la estrategia de la *K*, porque explotan plenamente los recursos de su ambiente estabilizado por su alta eficiencia en la regulación de su reproducción.

No obstante, la importancia de la selección natural en todo proceso evolutivo, en el caso de *Lucifuga*, por la poca densidad de sus poblaciones

y por lo restringido de su hábitat, se puede presumir que en sus especies la deriva genética ejerce una acción de importancia. Así, la variabilidad observada en los individuos de *L. dentatus* (por ejemplo, las diferencias en la pigmentación, los índices merísticos, etc.) debe atribuirse a las diferencias en las tasas de mutación recurrente. Aquellos que presentan los ojos rudimentarios, han sufrido una combinación genética apropiada. Por otra parte, es conveniente señalar que si la energía empleada en el metabolismo de la visión se emplea en el desempeño de otra función, el valor selectivo que conlleva el no funcionamiento de los ojos es suficientemente grande y la selección natural puede imponerse a la deriva genética.

El bajo potencial reproductivo de estos peces parece estar condicionado por la relación existente entre su tamaño y por las limitaciones en recursos y dimensiones de su ambiente. Los factores que intervienen en aquél, están impuestos por sus mismas condiciones de vida, y es hacia ellos donde se revierten principalmente su energía metabólica. Ellos son: lo relativamente disperso de su alimento en su hábitat y la frecuencia con que se encuentran los individuos de ambos sexos.

El primero de estos factores explica el gran desarrollo de la boca (relación premaxilar/cabeza) (*Vergara, 1980*) en ambas especies, y de la dentadura de *L. dentatus*; y el segundo, la persistencia del órgano intromitente en los machos, y la viviparidad y el hecho de que la ovulación precede a la fecundación en las hembras.

Además, por adecuación a los requerimientos de los dos factores combinados, el gran desarrollo de los sistemas láterosensorial y de neurogemos. La especie ancestral ("*Protolucifuga*") probablemente dispuso de un sistema de neuromastos bien avanzado, de manera similar a la que presenta en la actualidad el género *Chologaster* (Amblyopsidae), como condición adquirida durante el período de preadaptación.

Como un factor causal cuya verificación pudiera ser considerada, se plantea la hipótesis siguiente:

Dadas las condiciones imperantes en su hábitat, es probable que los dos性os se encuentren mediante el empleo de sustancias quimotácticas expulsadas al exterior por las hembras, durante el período de reproducción y mientras tienen lugar la ovulación, que faciliten su localización por los machos.

Como consecuencia de la viviparidad y del gran tamaño que alcanzan los embriones, los juveniles nacen con un tamaño apropiado, que les permite obtener el alimento disponible y evitar, acaso, el canibalismo. Esto constituye otra manifestación de la plenitud con que estas especies explotan los recursos del ambiente estabilizado y riguroso donde se encuentran, en el que es más viable un retardo en la tasa de multiplicación y reafirma su condición de estrategas de la *K*. Como apuntan Poulson y White (1969), la persistencia de troglobios de gran tamaño en las cavernas, tiende a depender de la disponibilidad del alimento.

La apomorfía que presentan las especies cubanas, sobre todo en *L. subterraneus*, se refleja en su creciente adaptabilidad y especialización a sus condiciones de vida. Aunque ambas especies son sintópicas en solo cuatro localidades (Silva, 1974); la diferencia de tamaño (intraspecífica) que existe entre los sexos y en los órganos intromitentes, puede ser un mecanismo de aislamiento, de tipo mecánico, que impida la hibridación por imposibilidad de que se efectúe la cópula.

CONCLUSIONES

La selección direccional es el factor que condujo al proceso progresivo de troglobitización y a la especiación (cladogénesis) de las especies del género *Lucifuga*.

La presencia de especies de *Lucifuga* en dos áreas geográficas diferentes se atribuye a la acción de agentes selectivos relacionados, pero no semejantes.

Los tres eventos cladogenéticos involucrados han tenido lugar con un incremento progresivo en el valor de las tasas de cambio evolutivo, correlacionado con la intensidad de la presión de selección direccional.

El mayor valor calculado para las tasas de cambio evolutivo corresponde al de la formación de las especies cubanas de *Lucifuga*, que equivale a una velocidad 7,60 veces superior a la requerida para la formación del género.

La mayor velocidad en la tasa de evolución de las especies cubanas estuvo condicionada por la selección estabilizadora, en las estructuras en vías de degeneración, con la adquisición de una mayor adecuación genética.

Estas especies son consideradas como estrategas de la *K*, debido a su gran longevidad, la eficiente regulación de su potencial reproductor y a la plena explotación de los limitados recursos de su ambiente.

La deriva genética actúa conjuntamente con la selección direccional en especial sobre *L. dentatus*, que es la especie comparativamente más plesiomórfica y la que presenta mayor variabilidad morfológica.

La diferencia de tamaño intraspecífica que existe entre los sexos y los órganos copuladores presentadas por las especies cubanas, constituye un mecanismo de aislamiento que impide la hibridación.

RECONOCIMIENTOS

Se reconoce con gratitud la asistencia brindada por el Dr. Ramón Rubio en los aspectos matemáticos en este estudio. El Lic. Vicente Berovides y el Dr. J. Durand realizaron útiles observaciones sobre el manuscrito.

REFERENCIAS

- CULVER D. C. Analysis of simple cave communicaties I. Caves as islands. *Evolution*. 24, 463, 1970.
- DOBZHANSKY T. Adaptative changes induced by natural selection in wild populations of *Drosophila*. *Evolution* 1, 1947.
- LANE H. H. The ovarian structures of the viviparous blind fishes *Lucifuga* and *Stygicola*. *Biol. Bull.* 6, 38, 1903.
- PULSON T. L. Y WHITE W. B. The cave environment. *Science* 165, 971, 1969
- SILVA TABLADA G. Sinopsis de la espeleofauna cubana. *Ser. Espeleol. Carsol.* 43, 1, 1974.
- VERGARA R. R. Estudio filogenético de los peces ciegos del género *Lucifuga* (Pisces: Ophidiidae) I. Sistemática filogenética. *Revista CENIC, Ciencias Biológicas*, 11, 1980.
- VERGARA R. R. Estudio filogenético de los peces ciegos del género *Lucifuga* (Pisces: Ophidiidae) II. Biografía filogenética. *Revista CENIC, Ciencias Biológicas*, 12, 99, 1981.