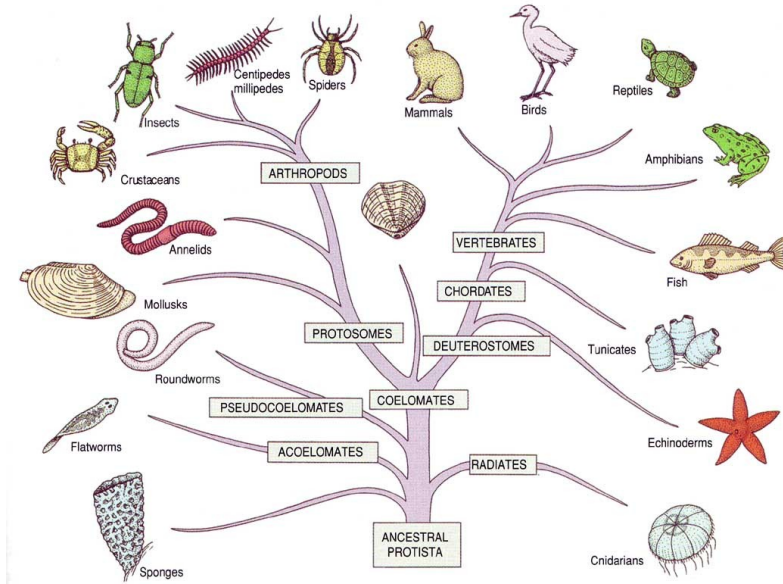


Evolución y desarrollo

Capítulo 19 (Herron & Freeman) capítulo 21 Futuyma

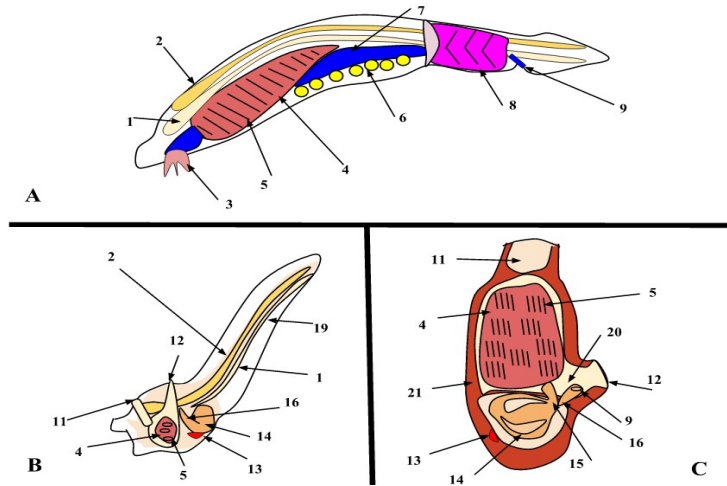
La diversidad de los planes corporales y de la morfología de los organismos no parece reflejarse en una diversidad a nivel de las secuencias de genes implicados en la regulación del desarrollo.



¿De dónde procede la novedad si la novedad morfológica que observamos a nivel de los diferentes clados no se refleja en el genoma?

Evolución y desarrollo

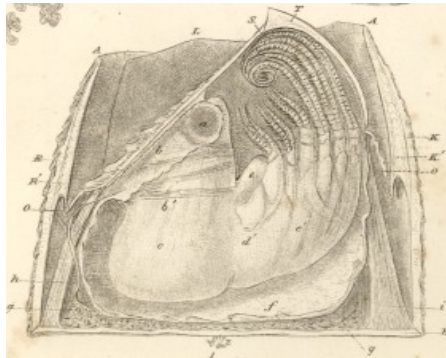
En los días de Darwin, evolución y desarrollo iban unidos....



Alexander Kowalevsky (1866).

El estadio larval de los tunicados, tenía una clara afinidad con el de los cordados

- Estudio de los Cirrípedos (Darwin 1846, 1854).
- Embriología fue uno de los pilares donde sentó las bases de la descendencia con modificación.



Clasificación de los cirrípedos dentro de los artrópodos (Articulata).

Evolución y desarrollo

Síntesis evolutiva moderna

A principios del siglo XX el trabajo de Mendel fue descubierto por genetistas...

Compilación de avances en: Variaciones en las poblaciones naturales, paleontología, especiación... Biología del desarrollo??

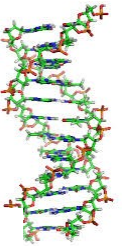
SEPARACIÓN de la
síntesis moderna
1880-1960

1°: no se conocían los mecanismos genéticos y moleculares subyacentes al desarrollo (Mayr 1982).

2° rechazo de algunos principios darwinianos: gradualismo y selección natural

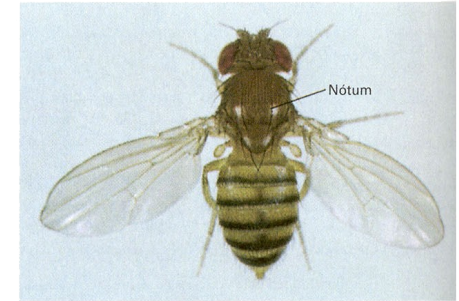
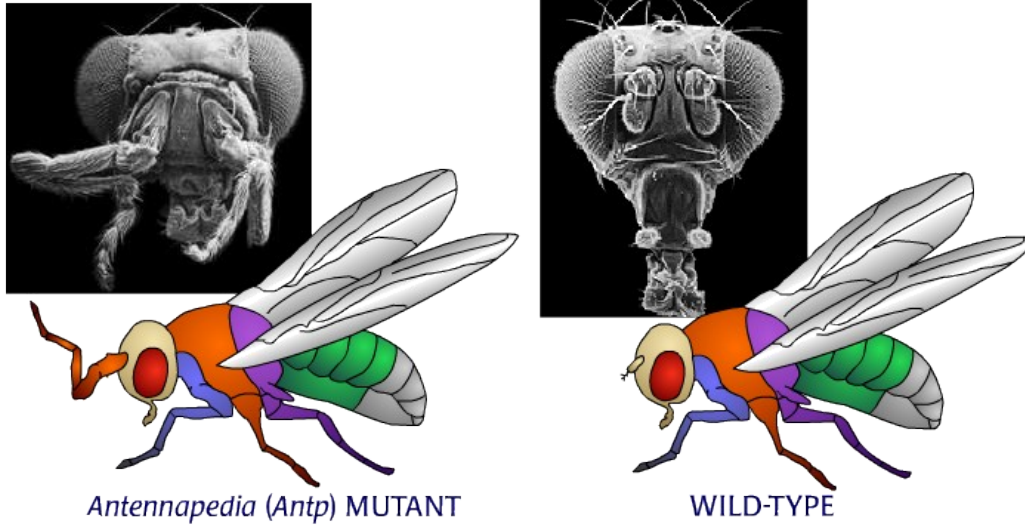
RECONCILIACIÓN
3 descubrimientos
claves.

- Identificación del ADN como material genético 1940-1950
- Descubrimiento del código genético
- Modelo del operón (1961).
Genes que regulan otros genes.
Conexión con BD.



Genes HOX

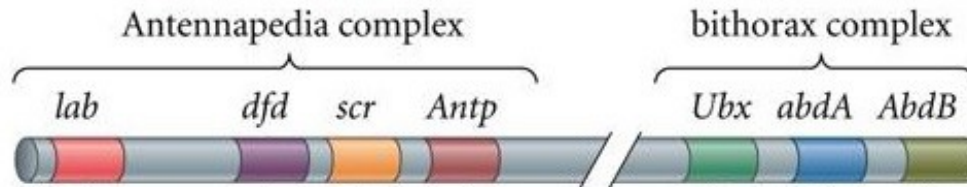
Genes Homeóticos (1970-1989). Comienzo de evo-devo
Controlan la identidad de los segmentos (eje anteroposterior)



(b)



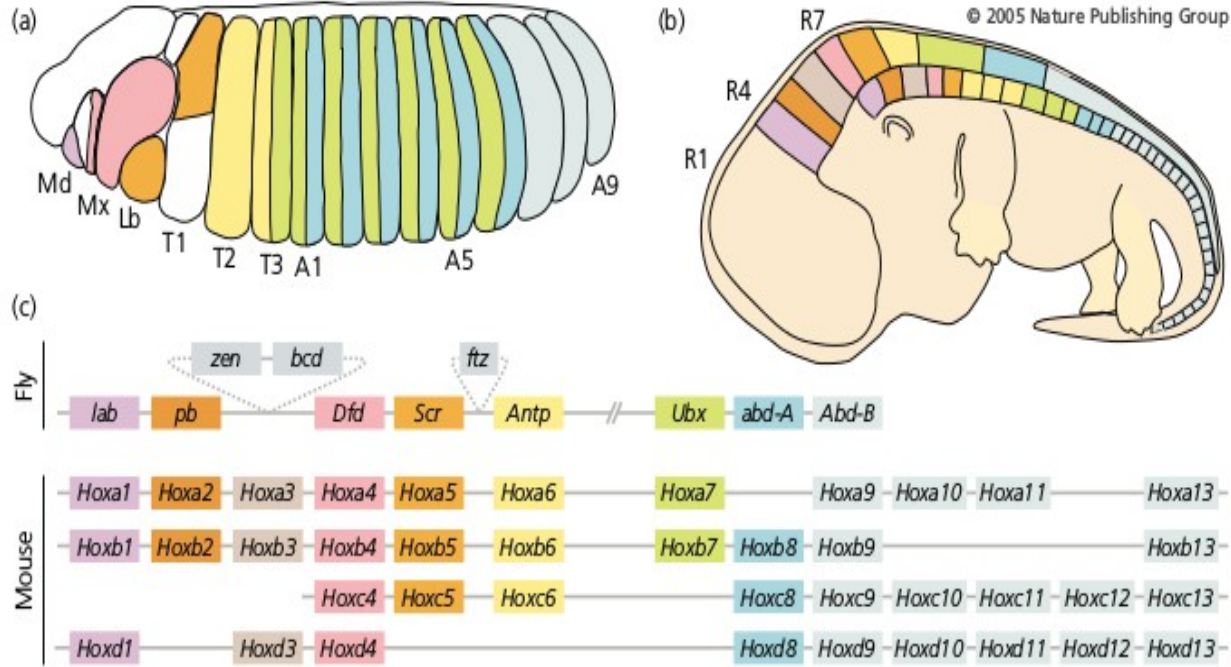
Descubrimiento y caracterización (1970-1980)



- 8 genes Hox en Drosophila son miembros de una familia génica
- Dominio de unión al ADN (Homeobox=gen; Homeodominio= proteína).

Factores de transcripción

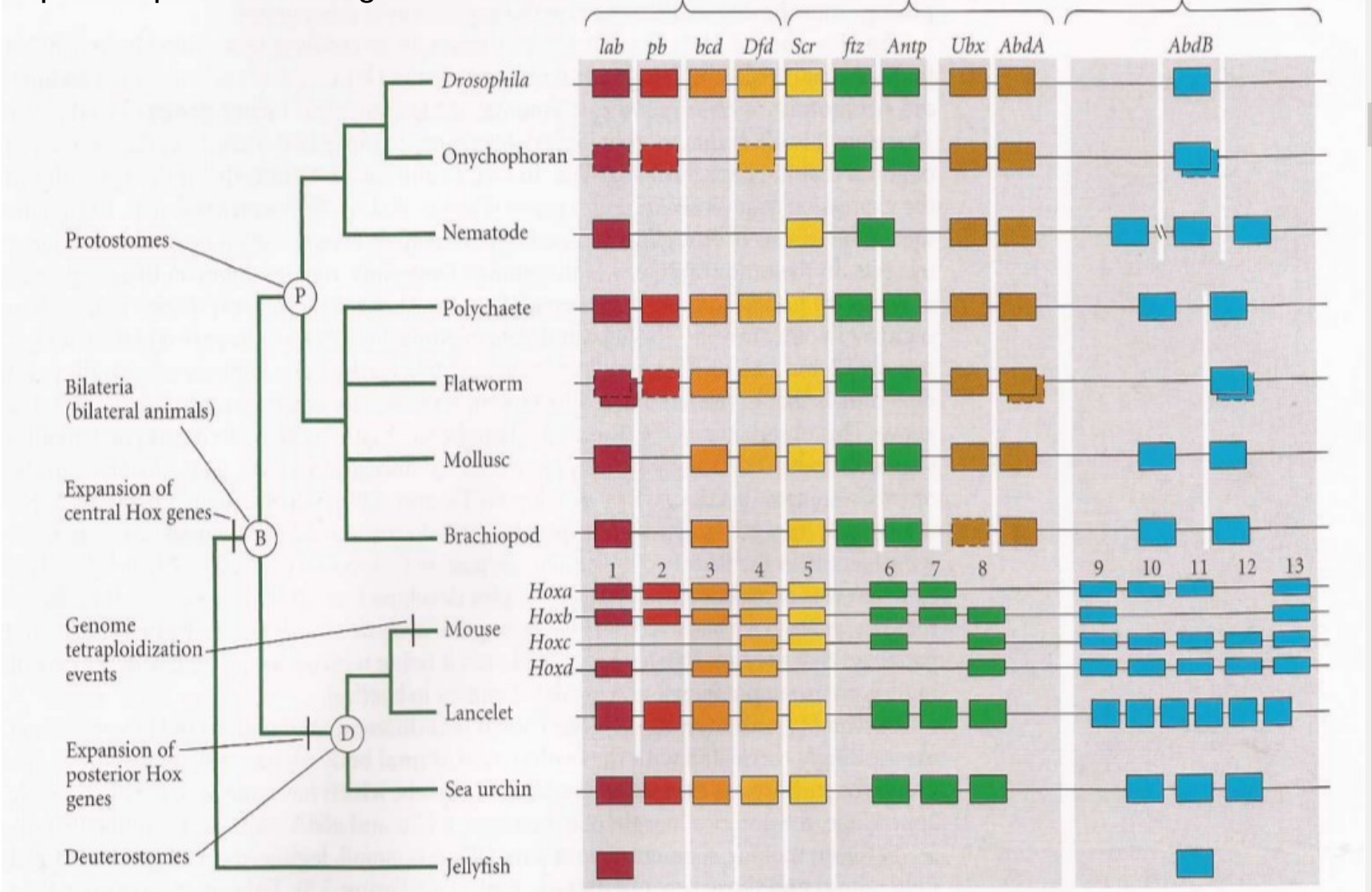
Secuencia conservada en animales distantemente relacionados (gradualistas?)



- Agrupados sobre cromosomas en ambos animales
- Expresados a lo largo del eje a-p del cuerpo
- Expresados en patrones espaciales reflejando el ordenamiento de los genes en el cromosoma:
colinearidad espacial

Genes Hox en el árbol de los metazoos

Mapear la presencia de genes HOX en el árbol de los metazoos reveló su historia evolutiva



Un marco genético del desarrollo unificó la ontogenia de todos los metazoos

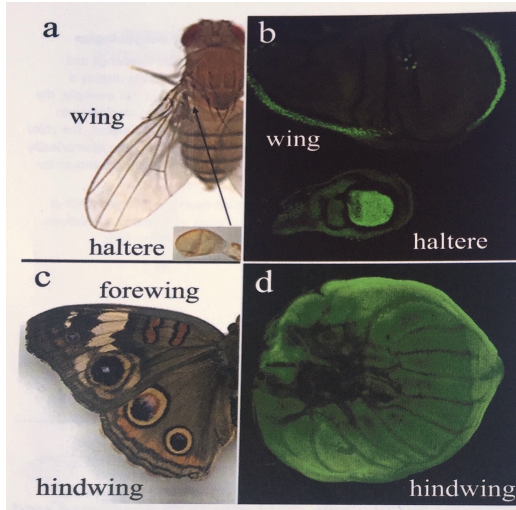
¿Cual es la base de las diferencias en el plan corporal entre los diferentes taxa?

¿Cómo, estos factores genéticos aparentemente conservados pueden jugar un rol en esas diferencias?

La paradoja de los genes hox

Hipótesis: las principales diferencias estructurales son el resultado de encender o apagar la transcripcion de genes HOX

Gen *Ubx* en moscas y mariposas

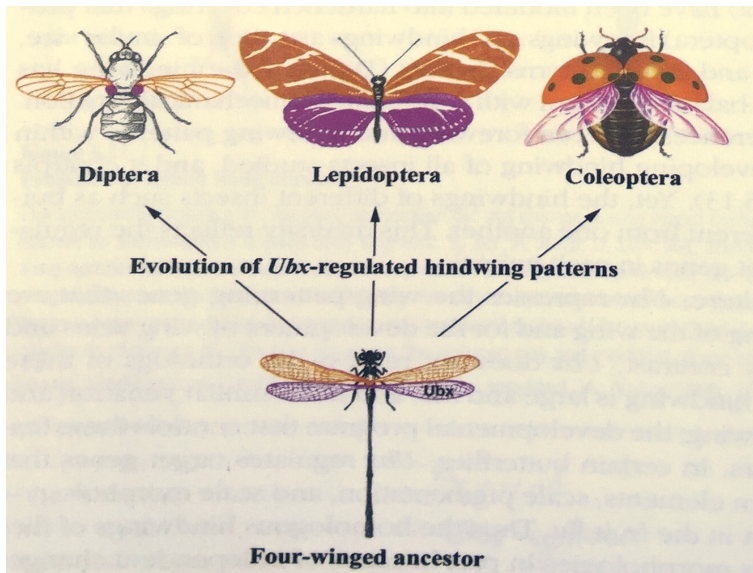


Gen *Ubx* se expresa tanto en halterios como en alas posteriores de mariposas

Genes hox proteínas regulatorias de la transcripción

Mariposas y moscas: diferencia entre halterios y alas posteriores causadas por diferencias en la expresión de genes target de los genes Hox Ubx

En moscas *Ubx* X genes targets encargados del crecimiento del ala
En Mariposas *Ubx* —► expresión de homólogos de estos genes.



Ancestro: 2 pares de alas (T2 y T3)

Dípteros: *Ubx* reprime la formación de alas en T3.

Predicción: los genes HOX solo modifican los segmentos desde ancestro alado hacia no alado.

Coleóptera: T2 élitros, T3 alas normales.

Cuando *Ubx* es removido: élitros se desarrollan en el segmento T3.

Los genes Hox han sido muy flexibles durante la evolución en los insectos

Nuevos conceptos de Homologías

Homología filogenética: *son caracteres homólogos, los que han sido heredados, con mas o menos modificación a partir de un ancestro comun (sinapomorfías).*

Estas estructuras tienen una base genética y del desarrollo similar??

Homologías biológicas: para determinar que una estructura morfológica es homóloga en diferentes taxa, debe compartir la misma via genética del desarrollo.

Ejemplo

Diferenciación de los dígitos en salamandras.

Proteínas del cristalino (vertebrados).

Gen Pax6

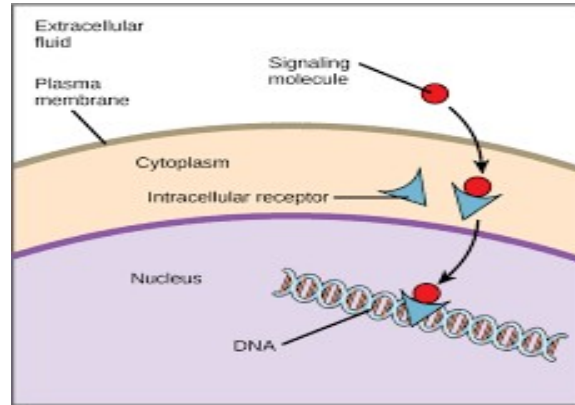
Homologías en diferentes niveles de organización (fenotípica vs genética).

Caja de Herramientas (Carroll et al., 2005)



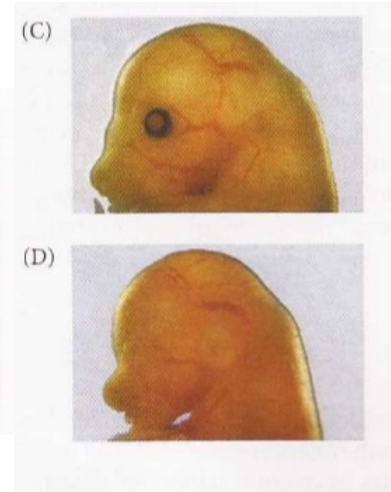
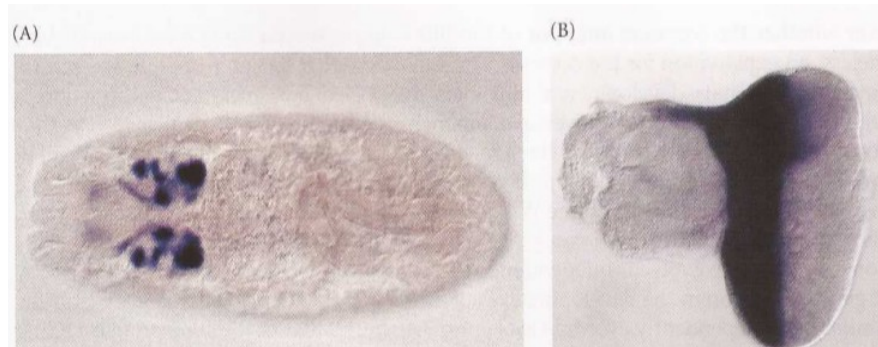
Vias del desarrollo conservadas evolutivamente

- Los genes que regulan la morfogénesis funcionan en jerarquías



Varias vías de desarrollo que controlan la formación de órganos parecen ser ampliamente controladas por factores de transcripción altamente conservados

Gen *eyeless/Pax6*- activa la transcripción de una jerarquía de proteínas regulatorias que controlan el desarrollo y diferenciación del ojo.

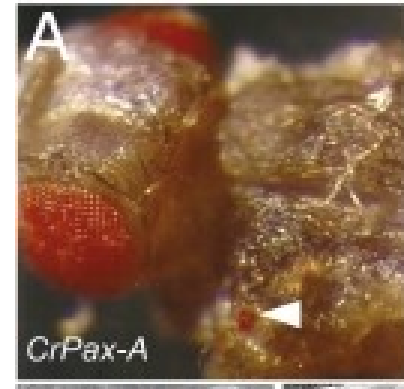


Conservación funcional entre metazoos

Expresión ectópica de *Pax6* (mamíferos) en *Drosophila*



Expresión de *Pax-A* de Medusa

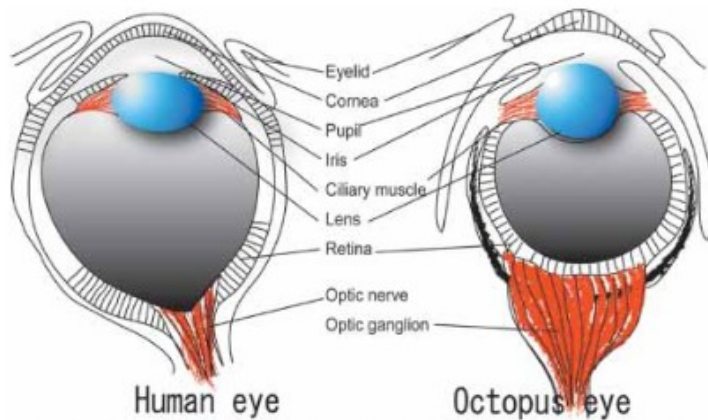


Suga et al., 2010

- Al menos 2 genes regulados por *Pax6/eyeless* tienen funciones conservadas en el desarrollo del ojo en *Drosophila* y mamíferos.
- Remarcable grado de desarrollo de estos ojos ectópicos.

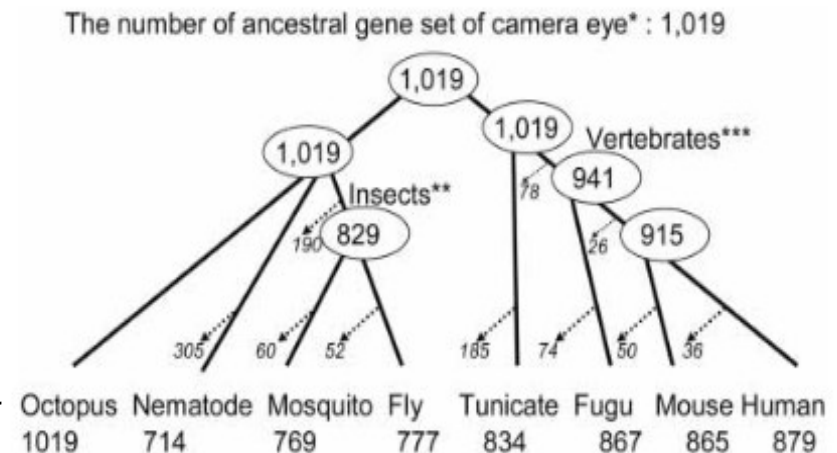
¿Cómo evolucionó un órgano tan complejo?

- Darwin: varios estadíos intermedios, capaces de fotorecepción pueden haber tenido valor adaptativo
- *Pax6* tiene una función muy antigua de regular la expresión de componentes universales de órganos fotoreceptores.



1052 GCP expresados en Octopus,
729 fueron también expresados en el
desarrollo del ojo humano

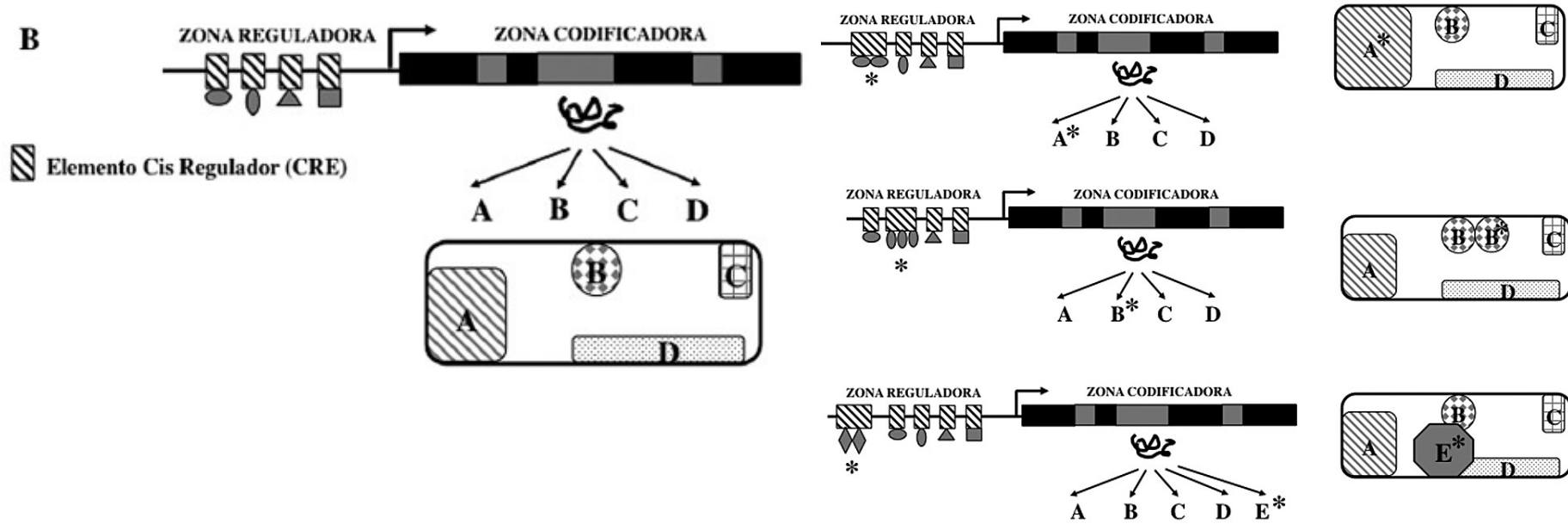
La gran mayoría de estos genes estaba
presente en el ancestro común de Bilateria



Las herramientas para construir un ojo estaban presentes antes de que evolucionara
la gran diversidad de metazoos.

Regulación génica

Los genes son activados o reprimidos en un tiempo y tejido particular



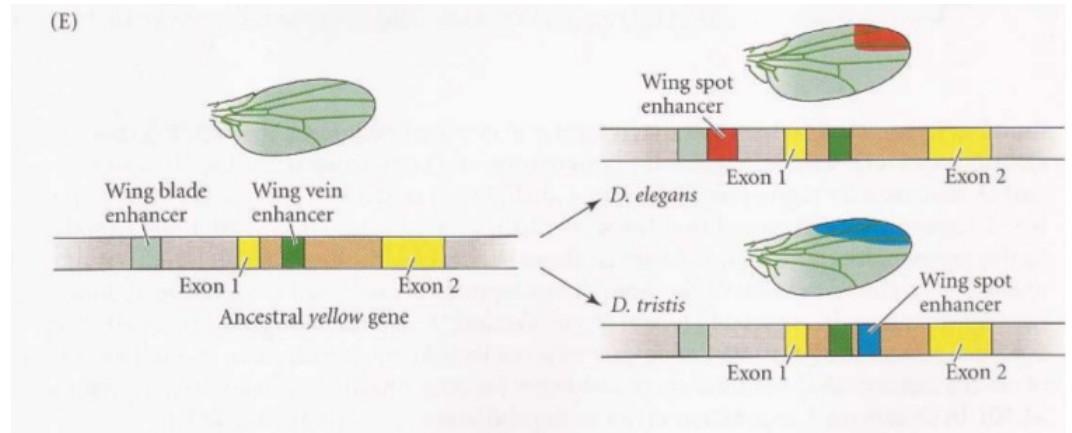
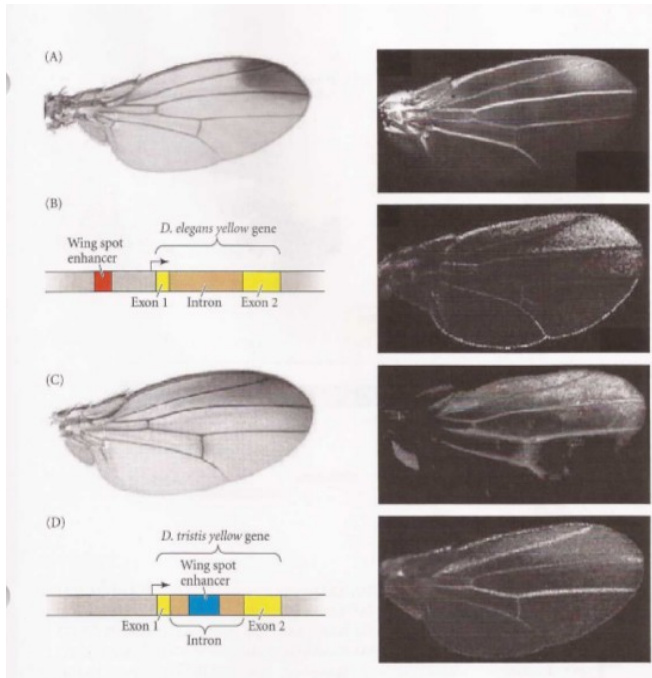
Un gen particular, frecuentemente tiene un número de diferentes enhancers que controlan su expresión en tejidos y en momentos particulares durante el desarrollo

Modularidad

Cambios en la regulación de los genes, en lugar de cambios en las secuencias codificantes son responsables de muchas adaptaciones fenotípicas

Pleiotropía

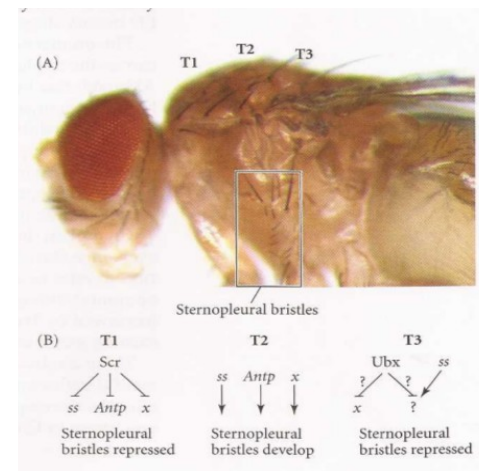
Ejemplo de regulación mediante enhancers



Evolución convergente involucró a diferentes componentes regulatorios para el mismo gen.

Modularidad

Diferencias en el mecanismo de represión del mismo gen en diferentes segmentos



Macroevolución y la evolución de nuevos caracteres

La evolución es típicamente gradual o es discontinua?

Gran variedad de arquitecturas genéticas:

- **genes únicos con grandes efectos**
- muchos genes cada uno de los cuales contribuye a una pequeña fracción de la diferencia entre especies

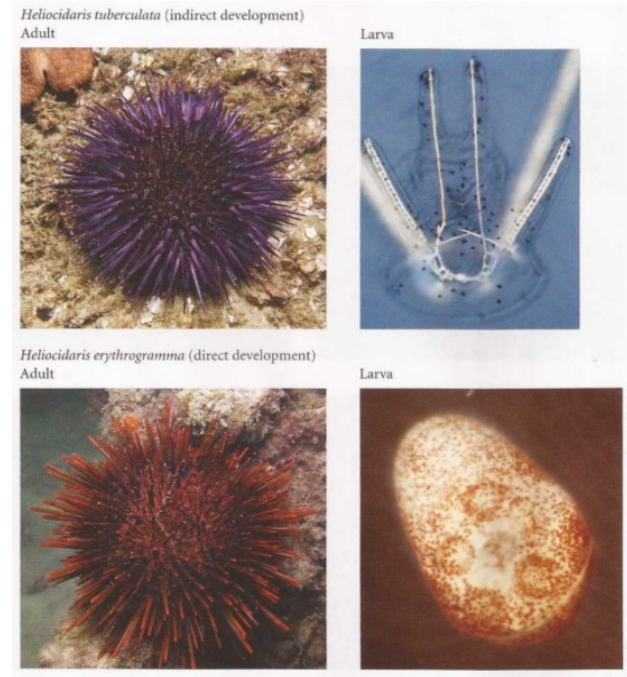
Saltos discontinuos en la morfología dando lugar a que especies muy relacionadas difieran radicalmente en su desarrollo

Helicoidaris tuberculata y *H. erythrogramma* Ambas especies son capaces de formar híbridos:

- 1) la evolución ha sido muy rápida,
- 2) cambios en el sistema de desarrollo en un estadio sin provocar disturbios en otros

Una gran cambio en un corto periodo de tiempo evolutivo= uno o pocos genes implicados....

La observación de que muchos genes tienen multiples roles en el desarrollo implica que en el curso de la evolución, ellos han sido redistribuidos



Exaptación (Gould y Vrba 1982): nuevos usos de una característica morfológica pre-existente

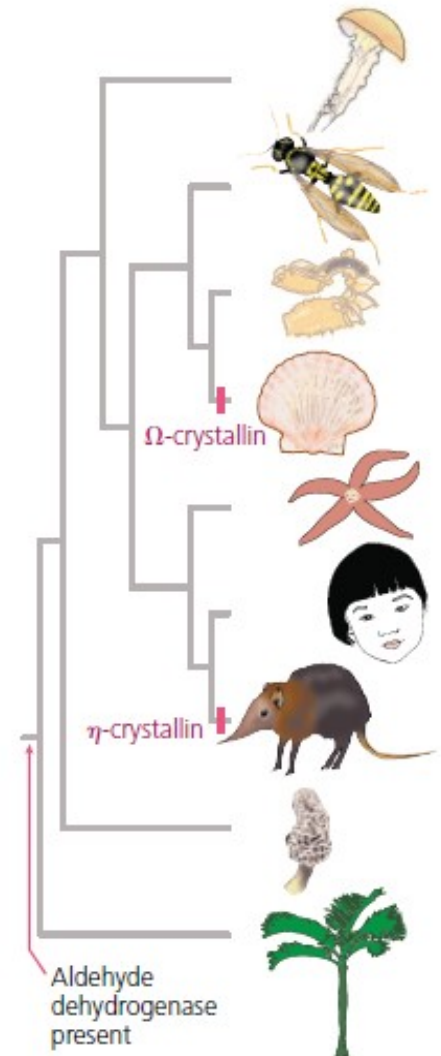
Co-opción evolución de nuevas funciones para genes y vías del desarrollo preexistentes

Ejemplos:

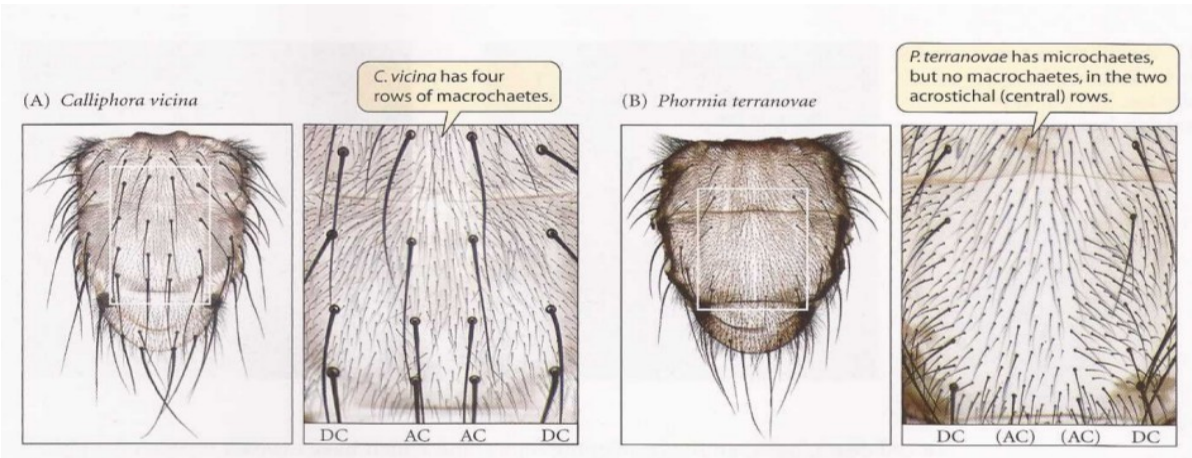
Proteínas del cristalino, derivadas de HSP, y otras proteínas.

- Aldehído deshidrogenasa: catalizan la oxidación de aldehídos en Archaea, Bacteria y Eukarya.
- En dos grupos de animales, fue reclutada independientemente como la principal proteína estructural del cristalino
- Proteínas del cristalino (cristallinas)
- Cristalinos de aves: ciclo de la urea en el hígado
- Estas proteínas no cumplen estas funciones en los ojos.

Estos genes fueron exaptados debido a su solubilidad en altas concentraciones, transparencia óptica y longevidad



El desarrollo genético de la heterocronía



Idéntico patrón de expresión espacial
 Diferente patrón de expresión temporal

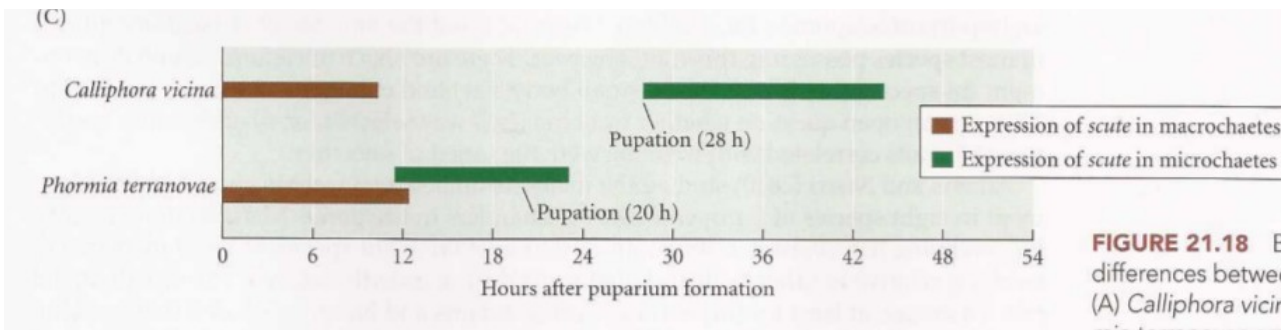


FIGURE 21.18 Bristle differences between the (A) *Calliphora vicina* and *Phormia terranova*.

Ejemplo: Paedomorphosis



Sesgos o limitaciones en el desarrollo

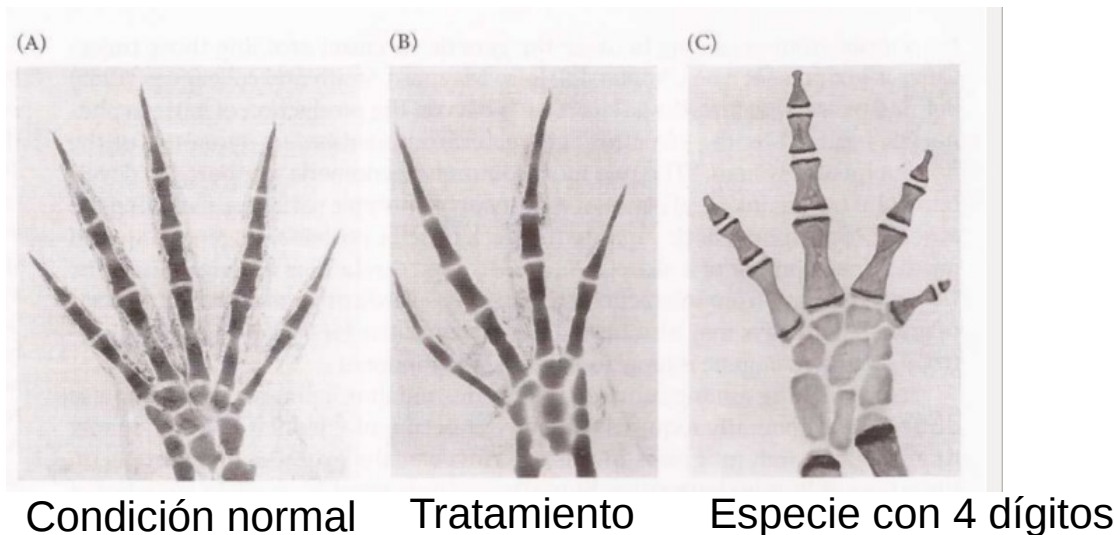
Sesgo en la producción de varios fenotipos causado por estructura, carácter, composición o dinámica del sistema de desarrollo

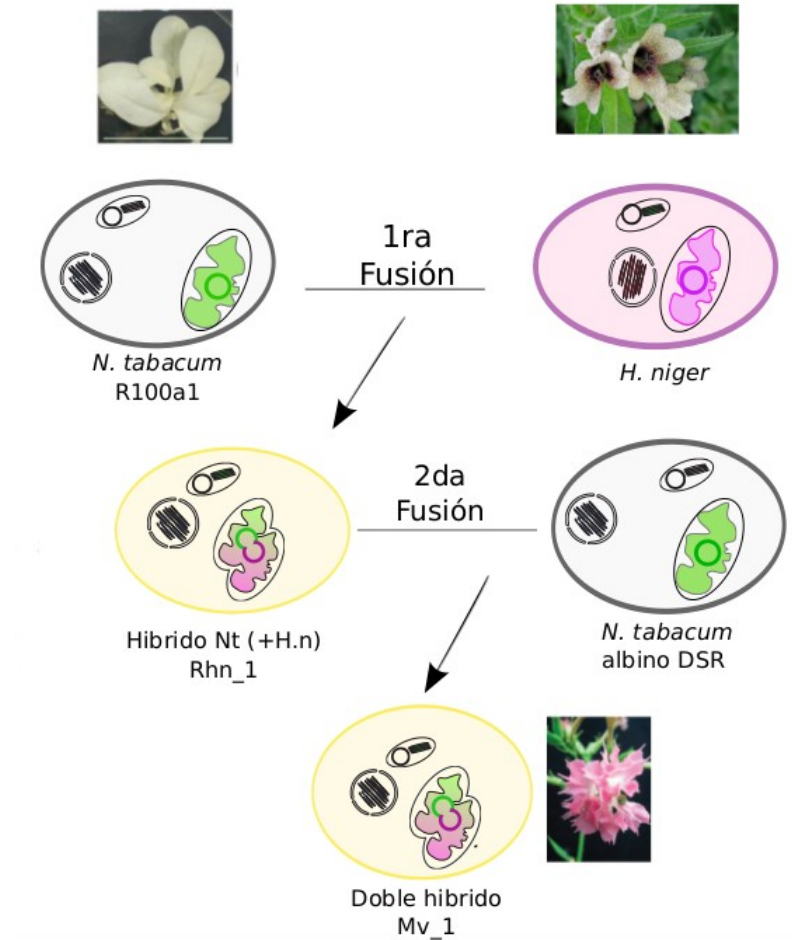
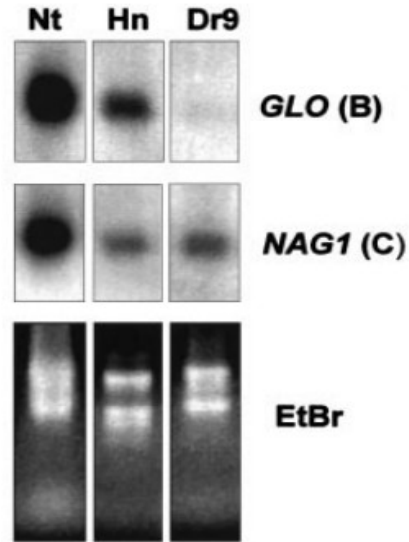
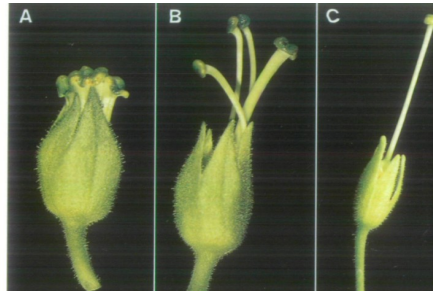
Colchicina= inhibir el desarrollo de los dedos en ranas y salamandras

Se perdieron preaxiales en ranas- postaxiales en salamandras

Los últimos dígitos que se forman son los mas sensibles a la colchicina

Los resultados reflejan las tendencias evolutivas: las salamandras han perdido frecuentemente los digitos **postaxiales** y las ranas han experimentado reducción de los digitos **preaxiales** durante la evolución.





La única diferencia entre los diferentes híbridos son las recombinaciones que ocurrieron en la mitocondria.
 Genes homeóticos en el desarrollo de la flor son regulados por el estado redox de la célula

Evo-devo

La Biología del desarrollo (BD) sostiene que el desarrollo de un organismo es controlado por una jerarquía dominante de genes.

La BD cuestiona la importancia previamente asignada a las mutaciones genéticas (secuencias codificantes y sus productos) como motores de la evolución (origen de novedad), en particular dentro del proceso de especiación o incluso de la creación de reinos.

La evolución de la Anatomía (planes corporales) podría ocurrir debido a cambios en la regulación génica, más que por modificaciones en las secuencias de genes.

Los grandes cambios en la naturaleza no precisarían de la acumulación de muchas mutaciones azarosas (proceso gradual y lento), sino que podrían ocurrir por cambios en un conjunto relativamente pequeño de genes (genes maestros y homeóticos) que controlan el desarrollo.

La BD sostiene que la regulación de la transcripción genética proporciona un sustrato rico para la diversidad morfológica, dado que las variaciones en el nivel, patrón o ritmo de la expresión genética pueden proporcionar más variación fenotípica para que actúe la selección natural que los cambios que se producen solamente en el producto génico.

Evo-devo

Muchos de los genes y vías del desarrollo involucradas (toolkit) con la morfogénesis en organismos multicelulares han permanecido conservados a lo largo del tiempo evolutivo. Es decir, son genes homólogos, procedentes de un ancestro común que ya los tenía.

La gran mayoría de los genes involucrados en la morfogénesis codifican para factores de transcripción y componentes de rutas de señalización.

La evolución de la morfogénesis puede ser explicada a través de cambios en las regiones promotoras o elementos cis-reguladores que contralan el lugar, momento y magnitud en que se expresan los genes del desarrollo.

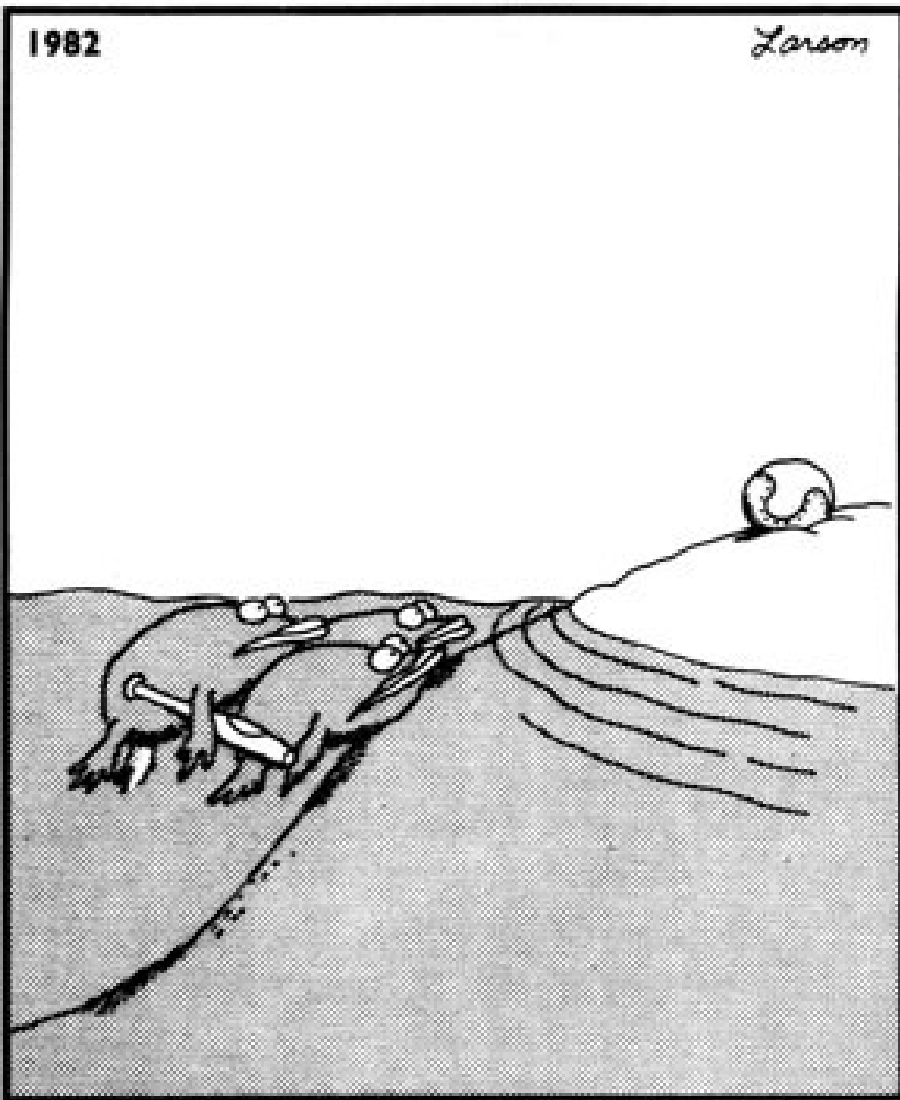
La modularidad, junto a la otra gran fuente potencial de variación, la duplicación génica y a las habituales mutación y recombinación, serían más que suficientes para dar cuenta de la variación morfológica pasada y presente.

Durante la evolución los genes y vías del desarrollo han sido usualmente co-optadas, o reclutadas, para nuevas funciones que podrían explicar la novedad morfológica.

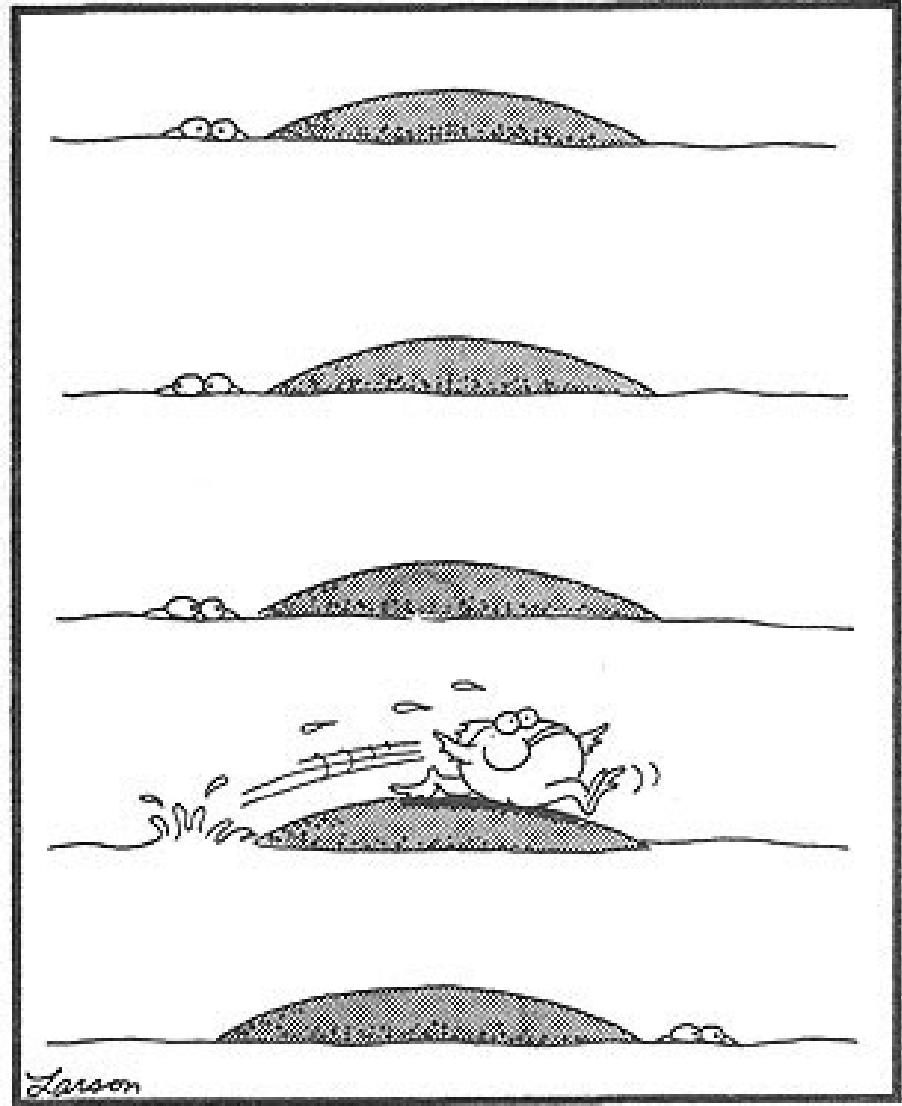
Existen limitaciones o restricciones que determinan que ciertas trayectorias evolutivas sean más “probables” que otras.

1982

Larson



Great moments in evolution



Larson

Another great moment in evolution