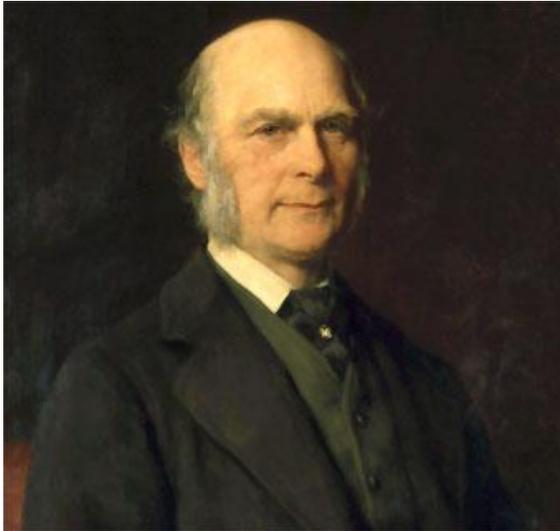


Selección Natural: Razones del escepticismo

1. Las facultades superiores del cerebro humano no pueden haberse desarrollado por SN
2. El tiempo disponible para la evolución por SN. “La edad de la Tierra”
3. Las notables “discontinuidades” en el registro fósil. Ausencia de formas intermedias
4. **El desconocimiento de los mecanismos de la herencia**

Los Avances de la Genética

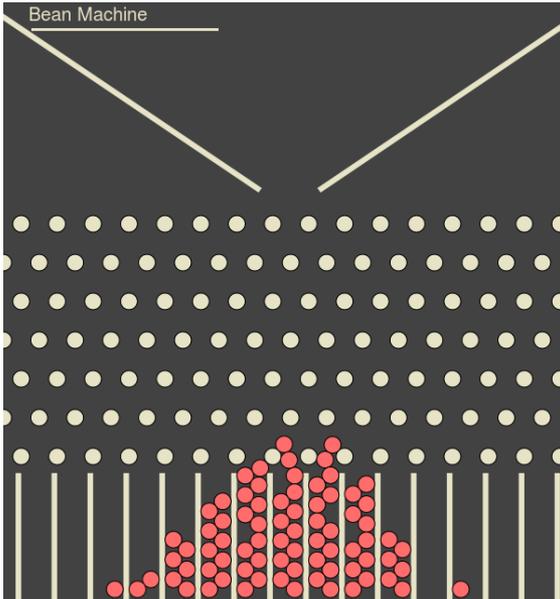
Capítulo 5 Larson (2007)



Francis Galton (1822-1911)

Contra la herencia blanda: mezclada, donde los hijos muestran una combinación media de los rasgos de sus progenitores, y de caracteres adquiridos.

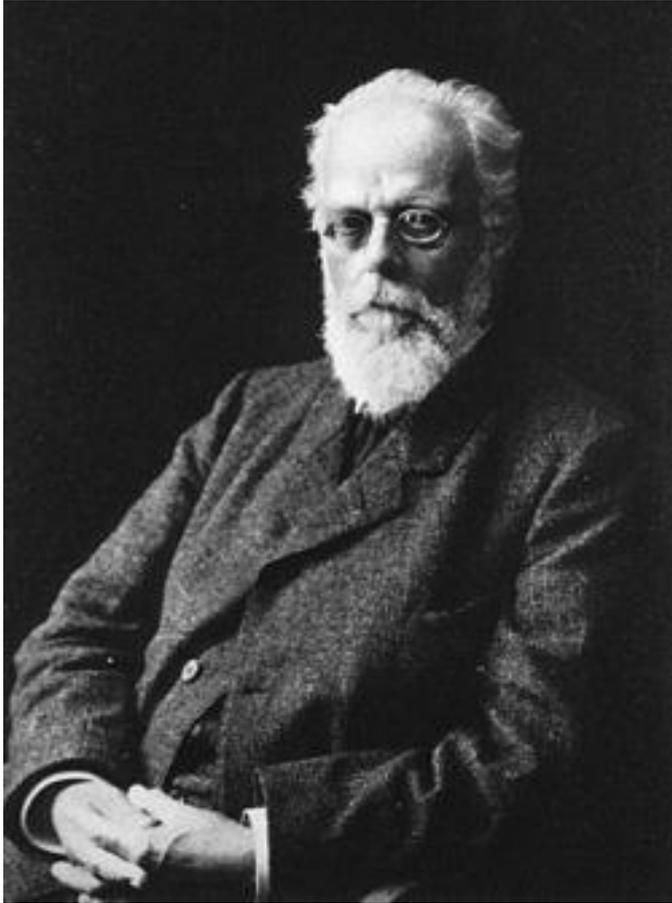
Galton descartó ambos conceptos y preparó el camino para su rechazo final. Postulaba la **herencia dura**.



Se anticipó a Weismann al afirmar que las gémulas permanecen diferenciadas dentro del cuerpo, guiando su desarrollo y sin que el cuerpo pueda modificarlas. **Los individuos no pueden adquirir atributos hereditarios a partir de su entorno o alimentación. Dilución. Cuerpo como receptáculo, replicador pasivo.**

Solo las **mutaciones repentinas** podían provocar evolución de nuevas razas o especies.

Los Avances de la Genética



August Weismann (1834-1914) influido por Galton. Asumió la causa de la herencia dura.

Contra el lamarckismo: las líneas de células germinales y somáticas están separadas, y esto impide que las células que sufren cambios por influencia ambiental (somáticas) informen a las células de la herencia (germinales).

Las variaciones en el plasma germinativo persisten en generaciones posteriores sin sufrir dilución genética, pero **los rasgos adquiridos después del nacimiento mueren con el individuo.**

Los **cromosomas** son un “plasma germinativo” que portan información hereditaria.

A diferencia de Galton, fue **neodarwinista**, pero no contaba con nueva evidencia a favor de la SN, por lo que su creencia en ella no tuvo un fundamento sólido.

Los Avances de la Genética



Hugo De Vries (1848-1935). Universidad de Amsterdam, Holanda.

En condiciones difíciles puede aparecer, en una sola generación, un número de mutantes que es suficiente para crear una población reproductora sostenible.

“Es como si una especie de planta da vida a otra en un solo **salto**”

Pero De Vries había encontrado variantes híbridas normales, no auténticas especies. Poliploidía.

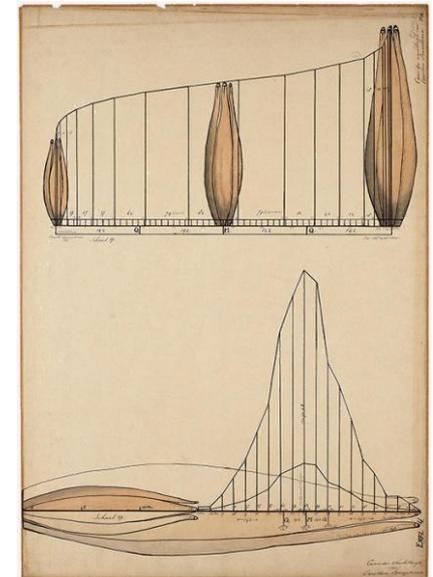
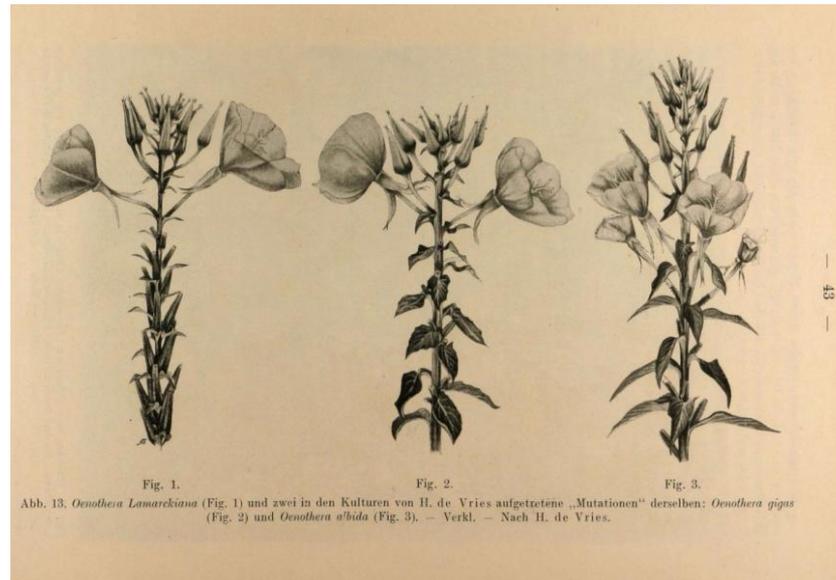
Los Avances de la Genética



Bases físicas de la herencia. Cromosomas. *Pangenes*

Herencia dura, bases físicas y **evolución por mutación** (pangenes alterados).

Usó el cálculo matemático y la estadística (Quetelet; 3:1). Tomó las regularidades que encontró en sus cruzamientos como una prueba más en contra de la herencia mezclada y a favor de la **herencia dura**.



Los Avances de la Genética



Hugo de Vries



Carl Erich Correns



Erich Tschermak

Hacia 1900, cuando mandó a publicar sus hallazgos (3:1), **“se había apropiado osadamente del razonamiento de Mendel”** sin expresar reconocimiento alguno. Carl Correns también halló la relación 3:1 y censuró a De Vries por no citar a Mendel.

Los Avances de la Genética



Retorno al SXIX

Gregor Mendel (1822-1884). Brno, Moravia.
Monje agustino



Los Avances de la Genética



Retorno al SXIX

Gregor Mendel (1822-1884). Brno, Moravia.
Monje agustino

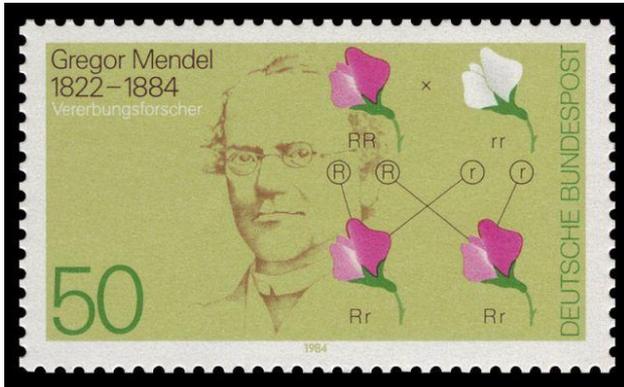
Los historiadores aún no se han puesto de acuerdo sobre cuál era la hipótesis de Mendel, pero sus experimentos de cultivos de arvejas estaban planificados tan meticulosamente que por fuerza debieron tener un objetivo claro.

Lo más probable es que quisiera ver si surgían nuevas especies a partir de los híbridos (¿saltacionismo?).

„... deseaba *observar los cambios que se producían en los híbridos y su progenie...*” (Mendel)



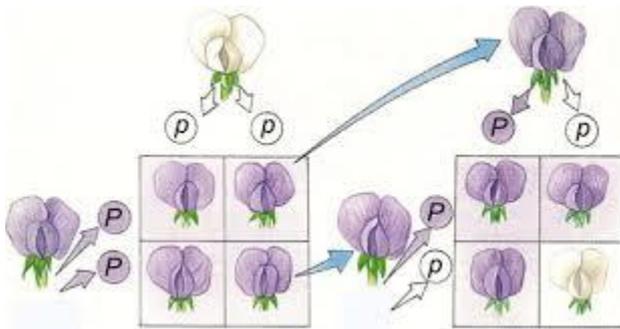
Los Avances de la Genética



Entre los híbridos producidos en la primera generación, por cada par de caracteres contrastantes, solo reaparecía uno de ellos.

En la segunda generación los caracteres reaparecían en sus formas originales, en **proporción 3:1**.

Los caracteres se segregan independientemente. No hay mezcla.



Si un cierto carácter genético es dominante (e incluso recesivo) puede difundirse rápido en una población sin sufrir merma alguna al mezclarse (dilución) con otros caracteres. Se lo tomó como evidencia a favor del **mutacionismo**. **La SN no parecía ser necesaria.**

Pero habían híbridos que mostraban una mezcla de caracteres... por lo que los biólogos no estuvieron inicialmente inclinados a aceptar que las leyes de Mendel aportaran una visión excepcionalmente clara de la herencia.

Los Avances de la Genética



Thomas H. Morgan (1866-1945). Universidad de Columbia.

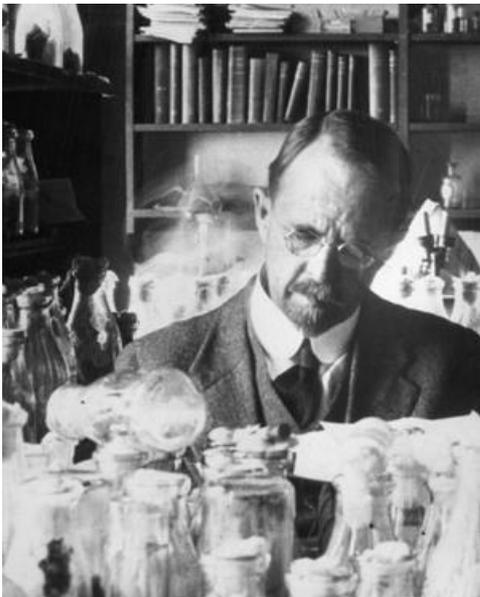
Base física de la herencia. La teoría cromosómica de la herencia.

Drosophila melanogaster (reproducción rápida, fácil, barata).
Buscó **mutaciones** causantes de especies nuevas.

Inicialmente escéptico con las leyes de Mendel porque veía mezcla.

En 1910, descubrió un mutante de ojos blancos entre individuos con ojos rojos de moscas de la fruta. La progenie del cruzamiento de un macho de ojos blancos con una hembra de ojos rojos tuvo ojos rojos, lo que indicaba que el carácter ojos blancos era **recesivo**. La siguiente generación tenía 1/3 de ojos blancos, y eran todos machos.

Concluyó que (1) había encontrado la proporción de Mendel para una mutación recesiva, (2) algunos caracteres se heredan ligados al sexo, (3) el gen responsable del carácter residía en el cromosoma X, y (4) que otros genes también residen en cromosomas específicos.



Los Avances de la Genética

Al encontrar la primera mutación (ojos blancos), **no pudo justificar especiación** pero sí dominancia y caracteres ligados al sexo. Adhirió a las leyes de Mendel y a la teoría cromosómica de la herencia. “**Los genes se sitúan a lo largo de los cromosomas como cuentas ensartadas en una cuerda**”.

Mechanisms of Mendelian Heredity (1915) Para explicar los casos raros recurrió al citólogo Franz Janssens, que había observado que los cromosomas se entre-cruzan, rompen y re-conectan durante la meiosis. Empleando la recombinación de cromosomas, Morgan y Alfred Sturtevant prepararon un mapa con la **localización de los genes en cromosomas**.

Nunca llegó a la moderna síntesis neodarwinista. Como **empirista**, sospechaba de la inobservable selección natural. Como sus experimentos mostraban que las mutaciones tenían un impacto menor... afirmó que la evolución ocurre por **acumulación de mutaciones y que la SN solo se limita a hacer desaparecer las mutaciones perjudiciales (no era un mecanismo que produjese adaptación)**.

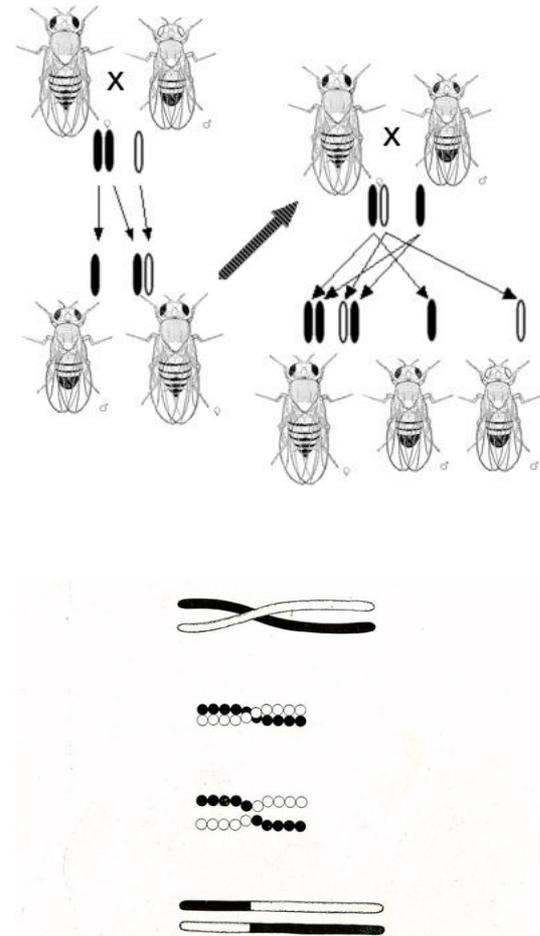


FIG. 64. Scheme to illustrate a method of crossing over of the chromosomes.

Los Avances de la Genética

Venimos analizando tres caminos donde se producen avances

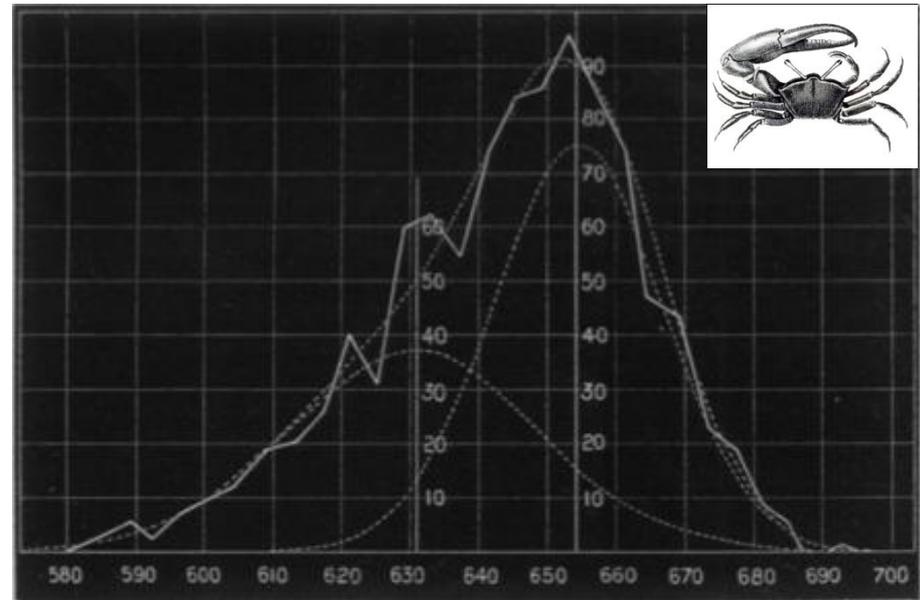
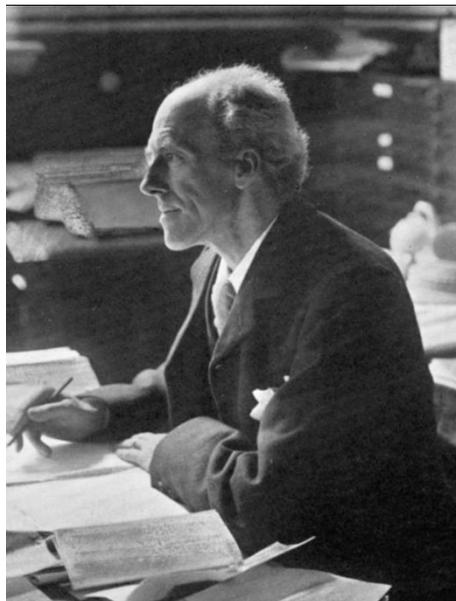
1. Herencia dura. No mezclada, particulada. Los factores se segregan independientemente unos de otros.
2. Herencia dura. Estudios de citología de la reproducción muestran que no puede haber herencia de caracteres adquiridos.
3. La descripción de los cromosomas, mutaciones y estudios de citología de la reproducción van bosquejando los fundamentos del soporte físico de la herencia.

Los Avances de la Genética

El cuarto camino...

Hacia 1900, los primeros biometristas (Pearson y Weldon) mostraron, usando tanto el cálculo como la empiria (e.g., cangrejos), que la selección sostenida de características continuas y normales puede alterar la *norma de la especie de forma permanente, en la dirección seleccionada*.

Un respiro para los neo-darwinistas.



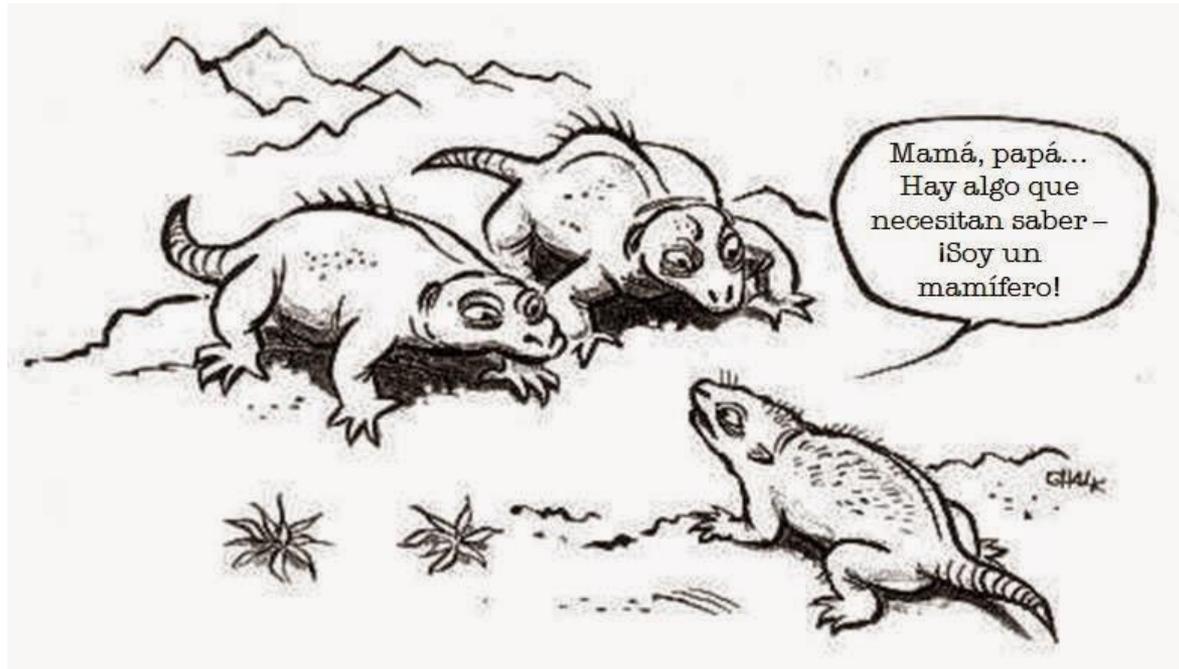
Primera síntesis evolutiva: sus bases

¿Cómo habría funcionado el proceso evolutivo?

1. Los **evolucionistas teístas** decían que era Dios quien guiaba el cambio
2. Para los **neo-lamarckianos** era un cambio provocado por características adquiridas que –eventualmente– podían ser seleccionadas
3. Los **mutacionistas** hablaban de la aparición de mutaciones similares en condiciones difíciles, o de la difusión de una mutación favorable en la población (pero sin mayor efecto de la SN)
4. Los **biometristas** lo consideraron un producto de la **SN** de variaciones continuas dentro de la población de polillas

PATRÓN ↔ PROCESO

A comienzos del SXX los biólogos no coincidían acerca del modo en que operaba la evolución



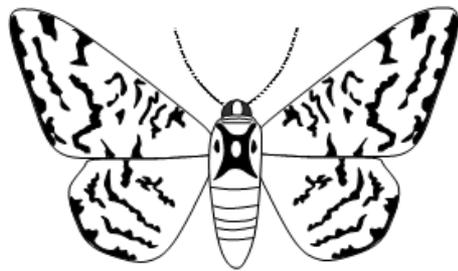
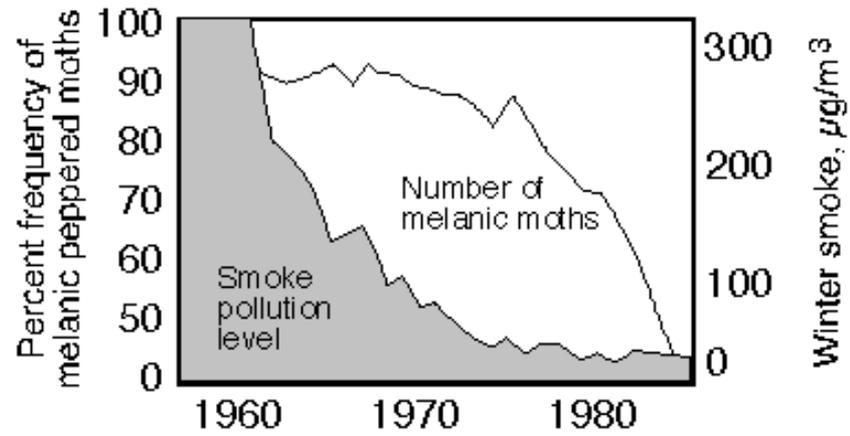
Mamá, papá...
Hay algo que
necesitan saber -
¡Soy un
mamífero!

La síntesis evolutiva

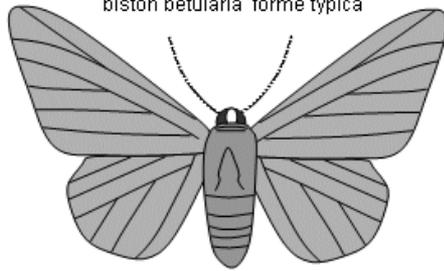
Capítulo 10 Larson (2007)



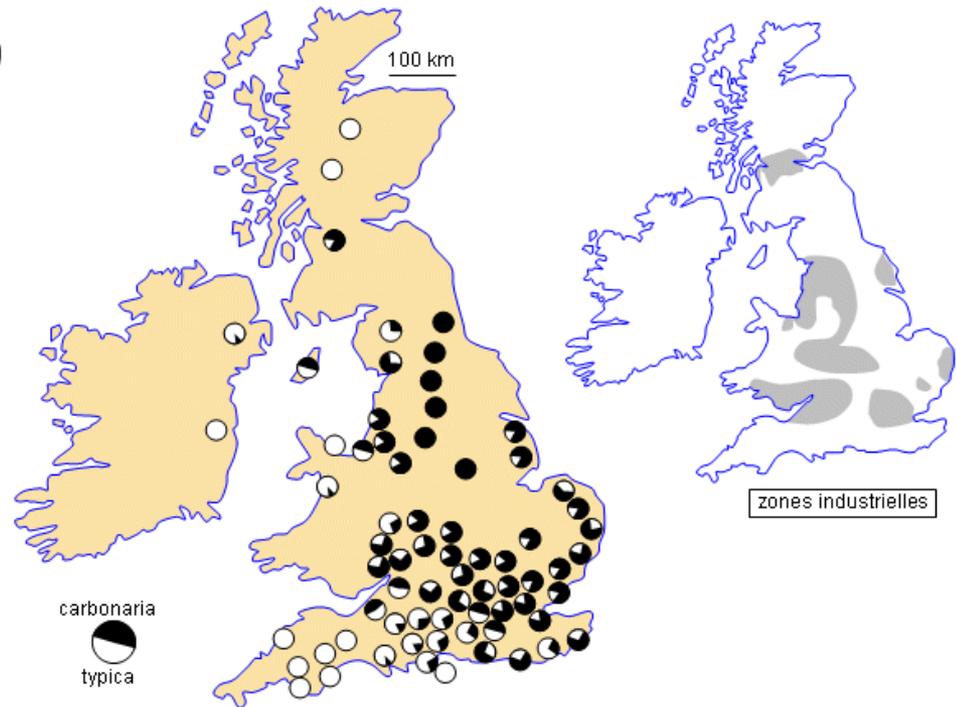
En Manchester, la proporción de ejemplares negros (melánicos) en la población de polillas del abedul en 1848 era del 1%, pero JW Tutt reportó que el 98% de las polillas eran negras en 1898.



biston betularia forme typica



biston betularia forme carbonaria



carbonaria



typica



La síntesis evolutiva

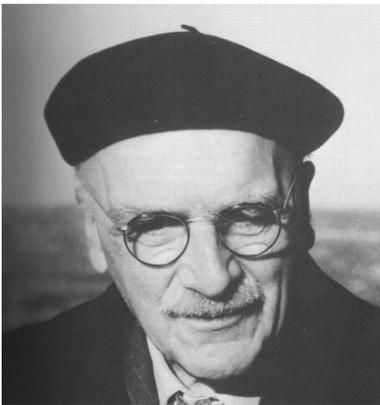


JBS Haldane (1892-1964). Cambridge, California, Calcuta

En 1924 utilizó los datos de campo de Tutt sobre la polilla del abedul, para concluir que el aumento de los especímenes negros del 1 al 99% en 1898 solo requería que la supervivencia de las polillas oscuras fuera 50% mayor que la de las claras, lo cual era biológicamente plausible. Por el contrario, un aumento a partir solo de variaciones individuales sin selección exigiría que una de cada cinco polillas mutara (simultáneamente), algo imposible.

La única explicación plausible es un grado de selección natural no muy intenso.

El ejemplo de la polilla del abedul no implicaba la formación de una nueva especie, no demostraba que la SN impulsara el proceso evolutivo pero viabilizaba esa hipótesis, reavivando el interés en ponerla a prueba.



La síntesis evolutiva



Ronald A Fisher (1890-1962). Cambridge

Al hacer sus aportes estadísticos, pensaba en la especie humana y, en especial, en ‘criar británicos de mejor calidad’ (eugenesia).

En *Genetical Theory of Natural Selection* (1930) mostraba que un proceso de **selección natural que actúa sobre una población grande y genéticamente variada, sometida a las leyes de Mendel de la herencia, favorece la difusión de genes beneficiosos.**

Extrapolada a las especies, la teoría sostiene que la evolución actúa mediante la selección de genes en un proceso prácticamente continuo que lleva a la adaptación de los organismos a su entorno.

La síntesis evolutiva

Complejidad de las poblaciones grandes. Surge una nueva perspectiva.

1. Los genetistas habían estudiado caracteres discontinuos dependientes de un único gen, pero cada vez más reconocían que los caracteres son afectados por **interacciones entre genes múltiples**.

2. La teoría justificaba un cambio de las poblaciones en dirección constante, como el de las polillas o el del tamaño del cerebro de los homínidos, pero el darwinismo clásico hablaba de un desarrollo evolutivo que sigue una **pauta ramificada**.

La síntesis evolutiva



Sewall Wright (1889-1988). Chicago

Wright S (1932) The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proc 6th Int Cong Genet* 1: 356–366.



Estudió poblaciones **pequeñas**, genéticamente restringidas y con complejas interacciones entre genes.

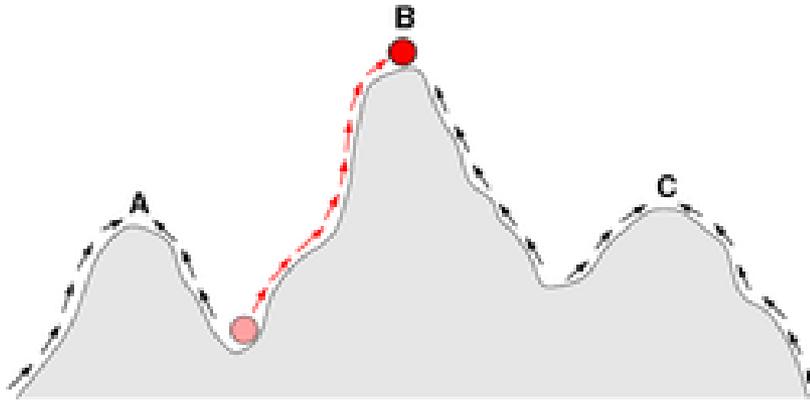
Propuso una teoría del cambio evolutivo que hablaba de un **equilibrio fluctuante entre SN y azar**, el cual permitía comprender la pauta de cambio en las poblaciones en procesos de especiación en un contexto claramente neo-darwinista.

Su modelo resolvía dilemas en el ámbito más complejo: **el proceso de especiación**.

Endogamia. Deriva genética. Sistemas de apareamiento.

La síntesis evolutiva

Paisaje adaptativo



Esquema de un paisaje adaptativo. Las flechas indican el flujo preferente de una población en el paisaje; los puntos A, B y C son óptimos locales. La bola roja indica una población que se mueve desde una aptitud muy baja hasta lo alto de un pico.

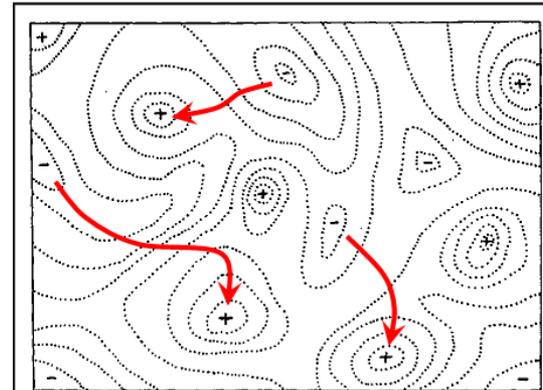
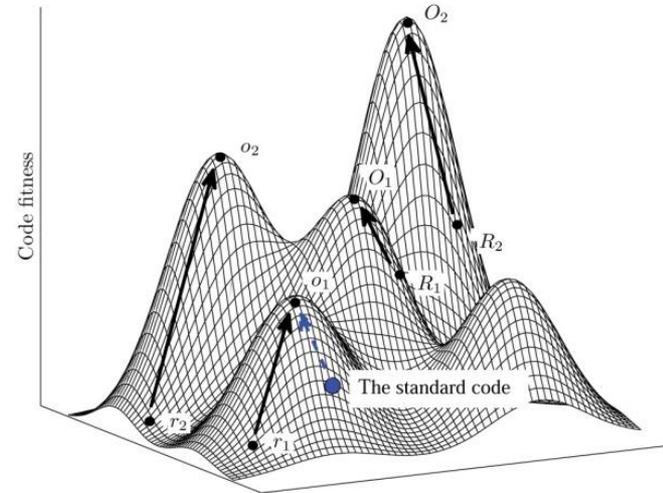
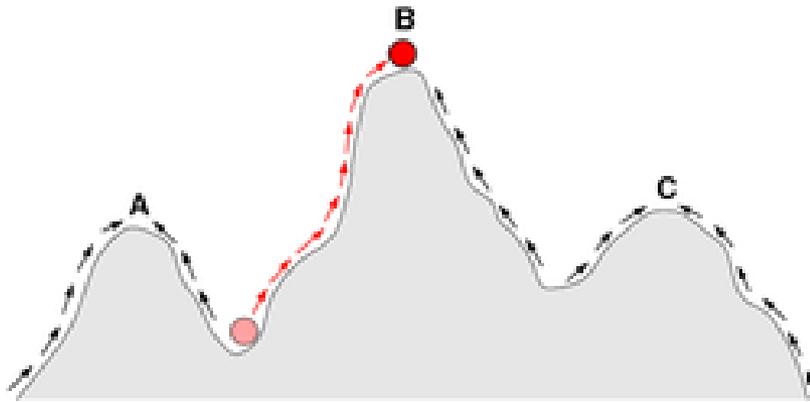


Figura 1: Ejemplo de un paisaje adaptativo, visto desde arriba (tomado de Wright, 1932).
+ : alto ("montaña": buena adaptación).
- : bajo ("valle": mala adaptación).
Las flechas rojas indican algunos posibles caminos evolutivos, de baja a buena adaptación.

La síntesis evolutiva

Paisaje adaptativo

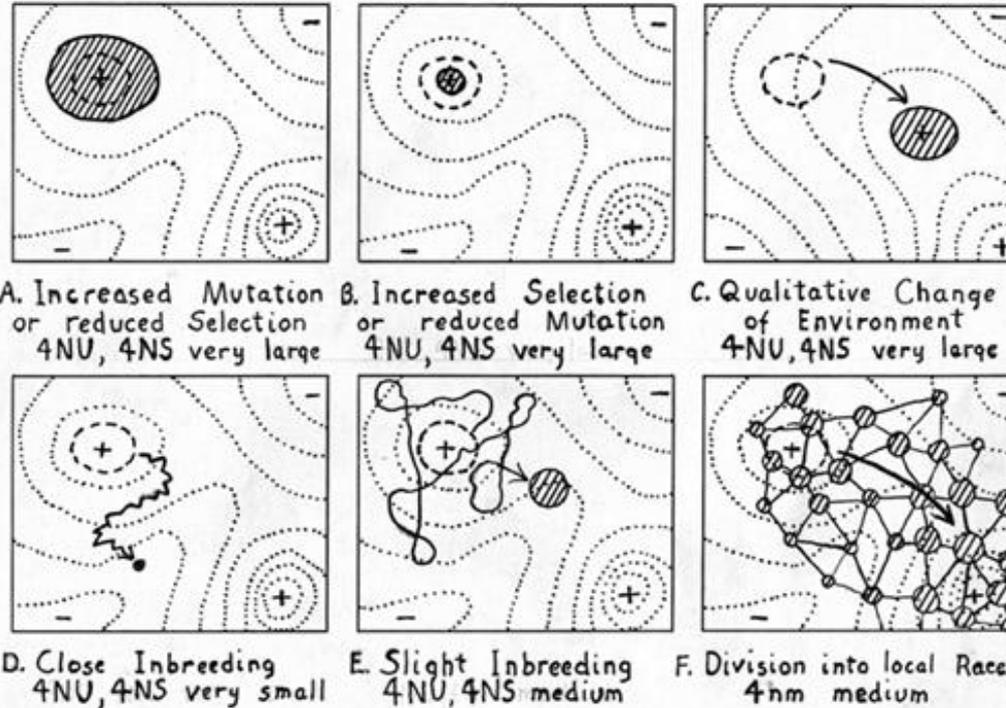


La ramificación requería que algunas sub-poblaciones retrocedieran de sus actuales picos de aptitud, pasando por valles de una relativa falta de aptitud, para ascender de nuevo a otros picos de aptitud. Si la sub-población era suficientemente pequeña y sometida a una intensa reproducción endogámica (aflorando caracteres recesivos), entonces podían darse las condiciones para que la SN no actuase.

La población se desplazaría colina abajo y comenzaría a deambular por el valle (deriva genética). Si la sub-población (o sub-poblaciones) sobrevivía y el ambiente ofrecía presiones, la SN la/s impulsaría a picos de mayor aptitud, resultando nuevas especies (radiación).

La síntesis evolutiva

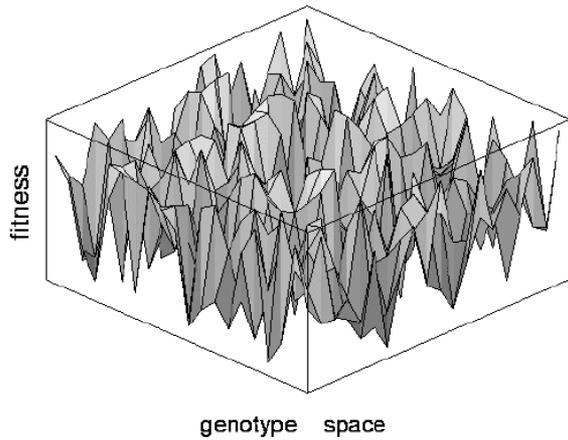
Paisaje adaptativo – Deriva genética



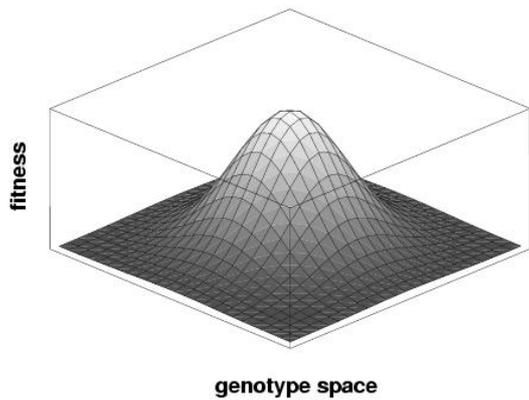
Según la teoría de Sewall Wright, la deriva genética funcionaba en un 'equilibrio fluctuante' con la SN para generar nuevas especies a lo largo de periodos alternantes de 'cuellos de botella' y expansión por SN. Las sub-poblaciones pequeñas y aisladas eran las semillas de las nuevas especies.

La síntesis evolutiva

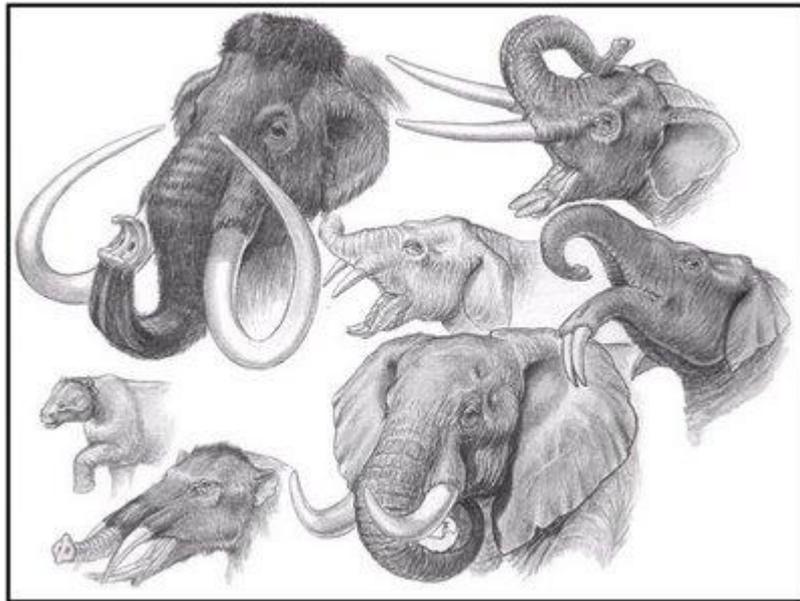
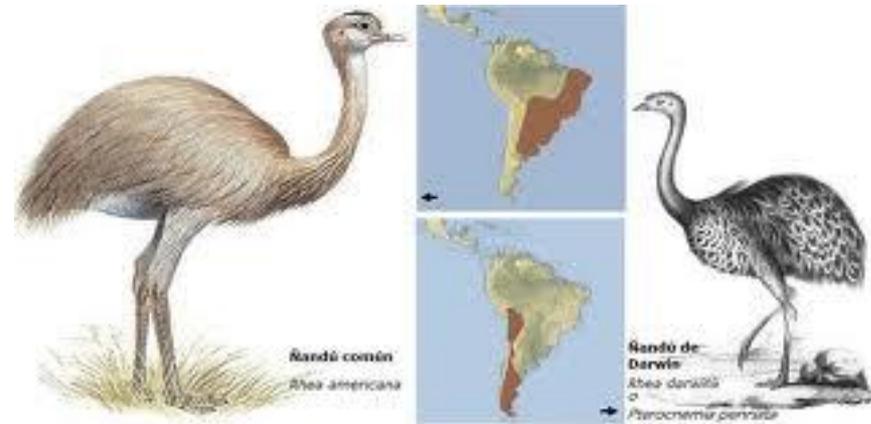
Paisaje adaptativo – Deriva genética



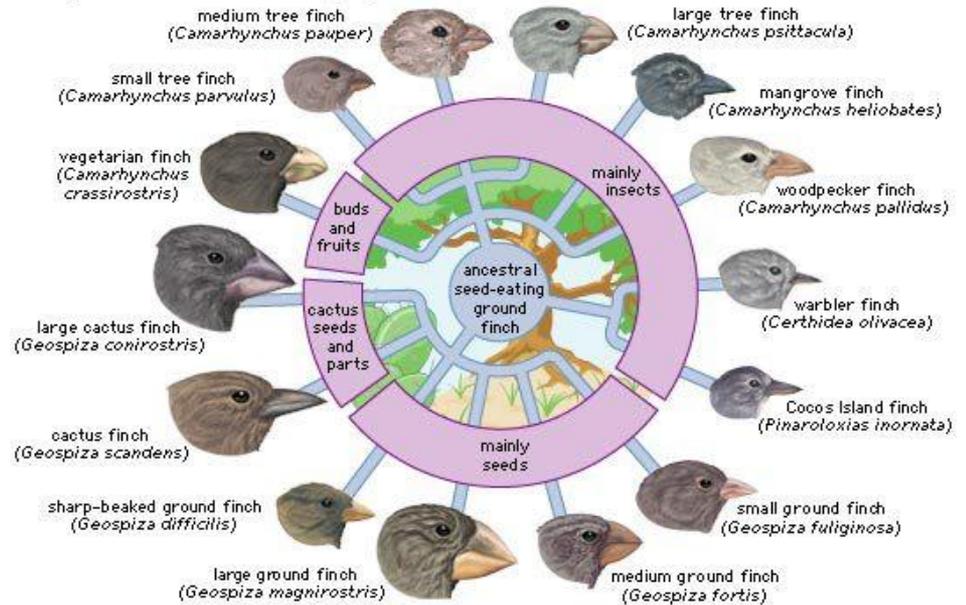
Paisaje adaptativo con múltiples óptimos: La visión de Wright



Paisaje adaptativo con un único óptimo: La visión de Fisher



Adaptive radiation in Galapagos finches



La síntesis evolutiva

La herencia de Haldane, Fisher y Wright



Theodosius Dobzhansky (1900-1975)

Influido por S. Wright, luego **ajustó la balanza del “equilibrio fluctuante” a favor de la selección natural**, un ajuste que asumía los avances teóricos de EB Ford, quien insistía en un importante papel de la **competencia** en el proceso evolutivo.

La microevolución podía explicar los avances evolutivos a grandes escalas (macroevolución).

Mostró que el estado de **heterocigosis** (la mayor variabilidad genética) **beneficia tanto al individuo como a la población**.

Su libro (Genética y el origen de las especies, 1937) tuvo un gran éxito porque presentó por primera vez una ‘teoría sintética de la evolución’.

“Mi libro popularizó esas ideas... Wright es muy difícil de leer”.

“Neo-darwinistas”

La síntesis evolutiva

La herencia de Haldane, Fisher y Wright



Ernst Mayr (1904-2005) AMNH

Concepto biológico de especie: grupo de poblaciones naturales en los que hay real o potencialmente reproducción endogámica y que están **reproductivamente aislados** de otros grupos como el suyo.

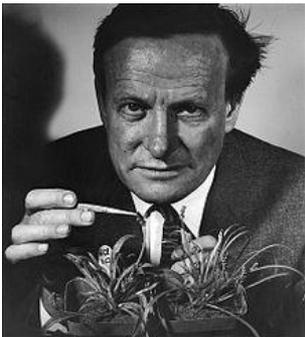
“Olvidemos las similitudes morfológicas o las formas metafísicas”

Las dos maneras en que opera la selección natural.



George G Simpson (1902-1984) Columbia

Contra la pauta lineal de especiación en el registro fósil. La deriva genética explicaría los huecos (gaps) en el registro.



George L Stebbins (1906-2000) California, Berkeley

A favor de SN y contra la hibridación y poliploidía como formas **principales** de especiación en plantas.

La síntesis evolutiva

Hacia 1959, Dobzhansky afirmaba

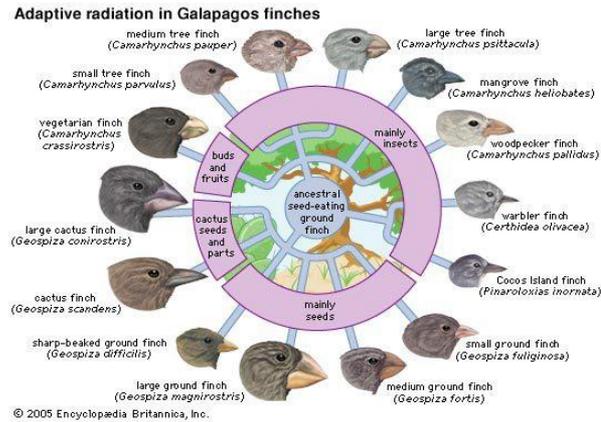
Evolution is the unifying theory of biology

Nothing in biology makes sense except in the light of evolution

Un complemento actualizado de esas ideas de Dobzhansky

La evolución no puede ser cabalmente comprendida si no es a la luz de **todas y cada una** de las doctrinas biológicas sustantivas

La síntesis evolutiva



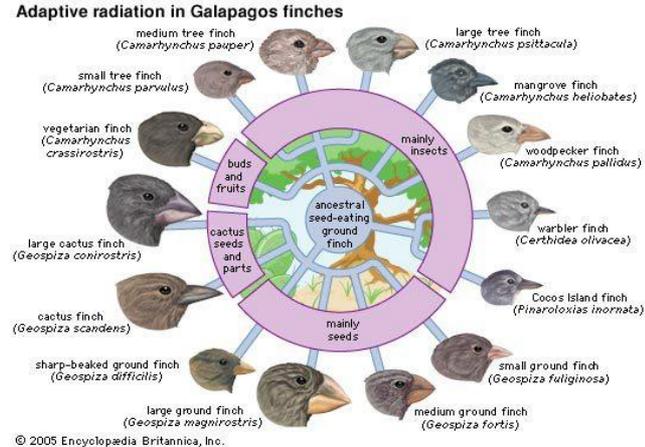
Las especies se habrían originado desde un único tipo inmigrante. Las fronteras entre las especies se difuminan, abundan las formas intermedias. Pero los darwinistas ortodoxos pensaban que la SN debía “elegir” el pico más apto, eliminando los demás.

La desconcertante diversidad debía ser ajena a la adaptación (Swarth, Lowe. 1935)

David Lack detectó evidencias de **SN vinculadas a la competencia entre las especies.** En algunas islas habían hasta tres especies de pinzones terrestres y Lack afirmó que algún factor debía impedirles competir. **La clave estaba en sus picos: diferentes picos implicarían diferentes dietas.**

Darwin's Finches (1947) Los pinzones eran un ejemplo de texto de radiación adaptativa. Especies similares persistían en simpatria si estaban aisladas ecológicamente (alimento o hábitat) y, luego, la SN las hacía divergir aún más (e.g., picos), transformándose en especies no competitivas.

La síntesis evolutiva



Peter y Rosemary Grant comenzaron a trabajar en Galápagos en 1973 y aún continúan haciéndolo. Sus trabajos se han convertido en el estudio de campo más influyente que se ha realizado nunca sobre la evolución en actividad.

Pinzones de picos más grandes comen semillas más duras. Cuando las sequías reducen las reservas de semillas blandas, el tamaño promedio de pico en una población aumenta a causa de la muerte masiva de los pinzones de pico pequeño. La divergencia en el tamaño de picos se dispara por competencia, ya que no ocurre cuando las dos especies viven separadas.

Si las sequías se repiten cada diez años, la selección direccional durante las sequías –sin necesidad de que hayan procesos de selección entre sequías– tardaría unos 200 años en transformar una especie en otra diferente.

Esta evidencia insufla vida a las abstracciones matemáticas de los genetistas de poblaciones.

