

Selección Natural y Adaptación

Capítulo 11 Evolution; Capítulo 10 Evolutionary Analysis

- Esquema básico de la evolución por selección natural. Perspectiva poblacional. Adaptación, proceso sin propósito. Teleología y teleonomía.
- Adaptación, aclimatación y plasticidad fenotípica.
- Definiciones de adaptación: con y sin perspectiva histórica.
- Formas de reconocer adaptaciones en la naturaleza: experimentos sobre causas próximas y últimas, el método comparativo, control filogenético.
- Críticas al “programa adaptacionista”. Cambios no estrictamente adaptativos: azar y accidente, alometría, consecuencias de otros cambios, pleiotropía.

Selección Natural y **Adaptación**: perspectiva poblacional

1. Las poblaciones pueden crecer notablemente

2. ... y los recursos del ambiente hacerse limitantes, con lo que hay mortalidad

3. O sea, el ambiente impone una **presión de selección (PS)**

4. En las poblaciones hay **variabilidad** respecto a numerosos caracteres

5. La PS provoca **mortalidad diferencial** (no aleatoria) respecto a algún carácter

6. Mortalidad → **supervivencia y reproducción diferencial**

7. Al menos parte de la variabilidad es **heredable**

8. El proceso se continúa **entre generaciones** (sobreviven los individuos con mayor *fitness*)

9. Cierta característica **aumenta su frecuencia en las siguientes generaciones** (alelo, genotipo, fenotipo)

10. La consecuencia del proceso es el **cambio evolutivo ADAPTATIVO**

Adaptación

Perspectiva poblacional y Materialismo

‘... la polilla oscura **ha adquirido** esa tonalidad **para** evitar ser predada por las aves...’

Dentro de la variabilidad preexistente en la población se ha ido incrementando su frecuencia

El proceso no tiene un propósito –tampoco la erosión ocurre para formar bellos cañones en los ríos de montaña– porque **el futuro no puede causar fenómenos materiales en el presente.**

Las afirmaciones **TELEOLÓGICAS** son aquellas que invocan objetivos, propósitos o fines como causas de una acción (e.g., ‘fue al almacén **para** conseguir leche’, solo propias de humanos).

E. Mayr (1988) llamó **TELEONÓMICOS** a procesos dirigidos a cumplir ciertos objetivos en los organismos. La apariencia de estar cumpliendo un propósito se debe a la operación de un **programa** (información preexistente codificada que controla un proceso).

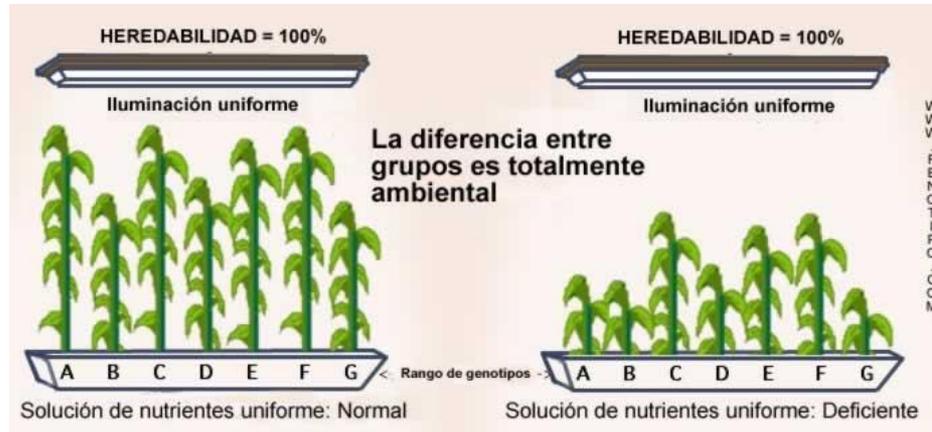
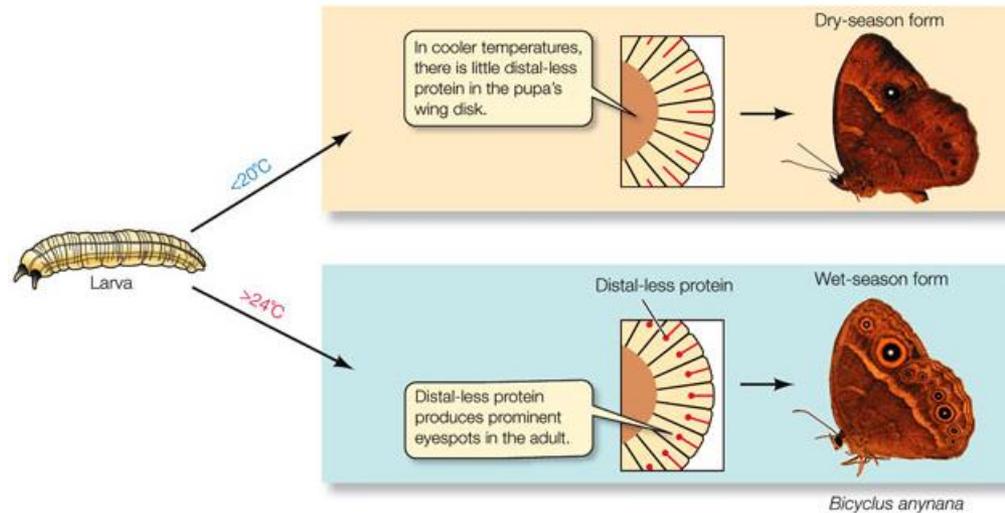
El programa no ha sido diseñado por un ‘ser inteligente’ sino que se ha formado por un proceso histórico en el que la selección natural ha tenido un papel seguramente importante. Ejemplos de programa: ADN, sistema nervioso (aprendizaje).

Aclimatación y Plasticidad fenotípica

Aclimatación

No es un cambio entre generaciones. **No requiere un enfoque poblacional. Es reversible.**

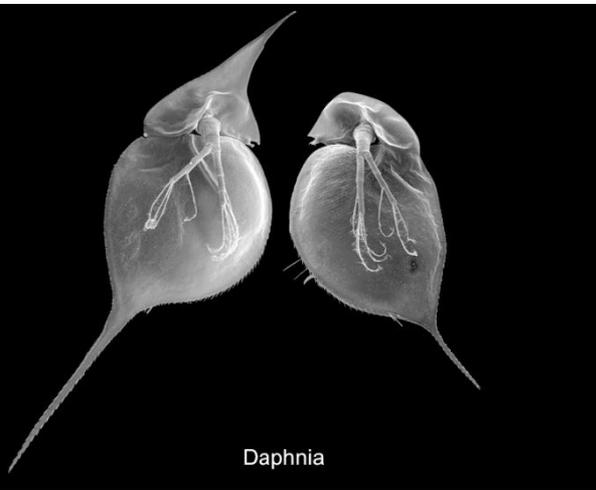
No existe evolución (no hay cambio de frecuencias alélicas entre generaciones)



Plasticidad fenotípica

Defensas inducidas

Uno de los tipos más estudiados de la plasticidad fenotípica es la plasticidad inducida por depredadores ("defensas inducidas"). Una amplia variedad de organismos cambian el comportamiento (actividad), la morfología (espinas, cabezas y colas más grandes, pigmentación) y la historia de vida, cuando los depredadores están presentes. Los organismos con estos rasgos tienen una mayor probabilidad de supervivencia frente a los depredadores, pero en general crecen más lentamente que otros fenotipos.



Daphnia



Articulación de plasticidad y adaptación por SN

Este es un caso donde puede hipotetizarse que la plasticidad fenotípica (que permite cambios en el individuo, no evolutivos) evolucionó por selección natural (los individuos más plásticos dejaron mayor descendencia).

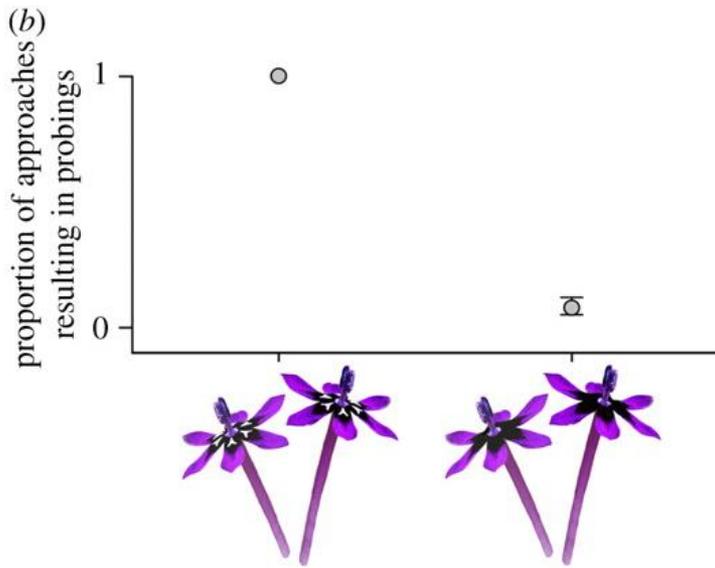
Adaptaciones

Lapeirousia oreogena

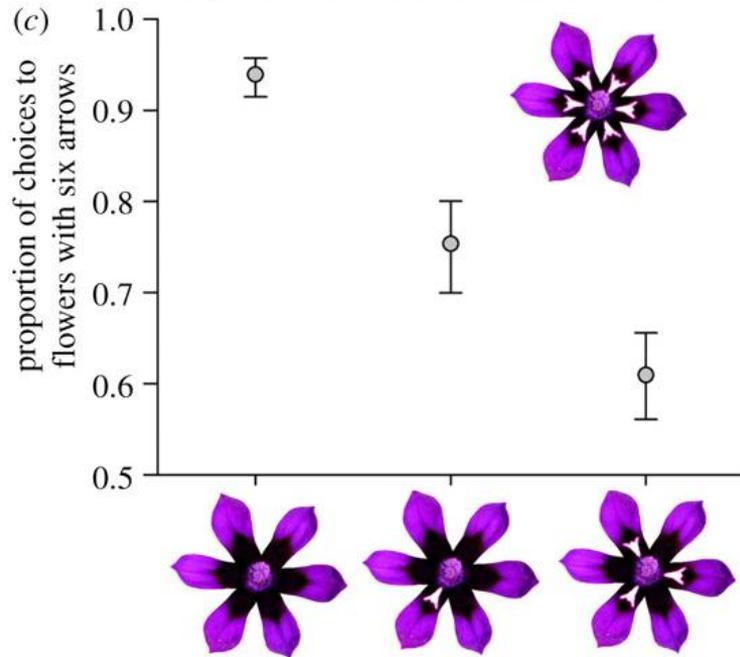


¿Por qué estas plantas tienen flechas en sus pétalos?

¿Serán una adaptación que guía o atrae a los polinizadores (guías de néctar)?

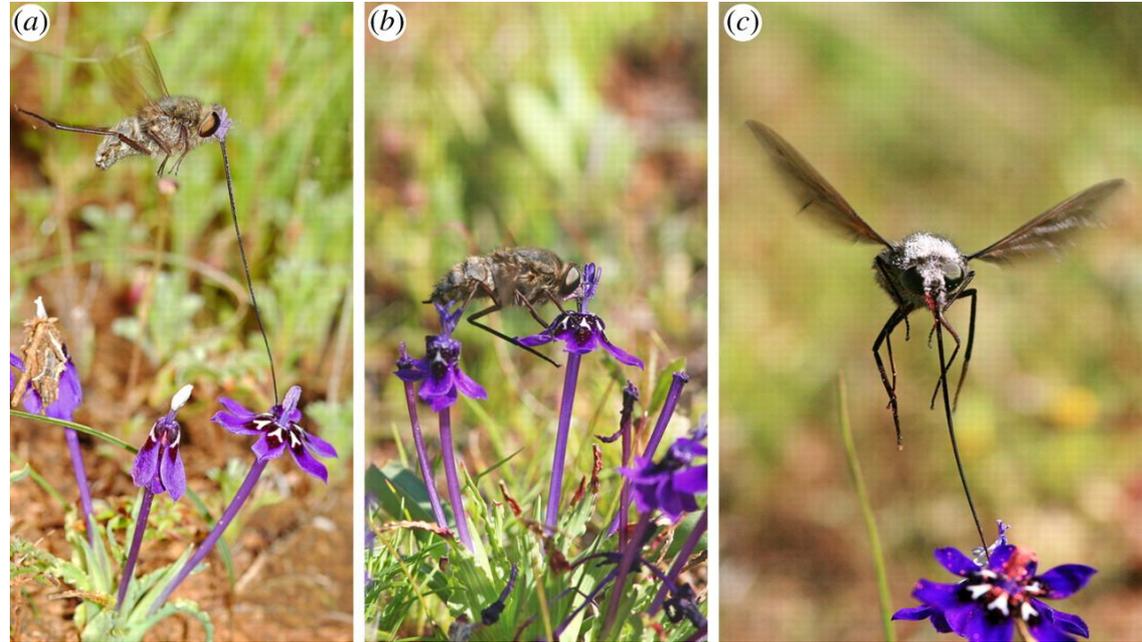


long-distance attraction: 6 versus 0 arrows



close-up choice: 6 versus 0, 1 or 3 arrows

Si la H (guía de néctar) es correcta:
 - las flores control (6 flechas) serán más visitadas que las tratamiento (0, 1 y 3 flechas) para las moscas (*Prosoeca* sp.) que las polinizan.



Experimentos adicionales mostraron que las flores control (masculinas y femeninas) tenían mayor éxito reproductivo que las tratamiento.

Picabueyes y grandes mamíferos

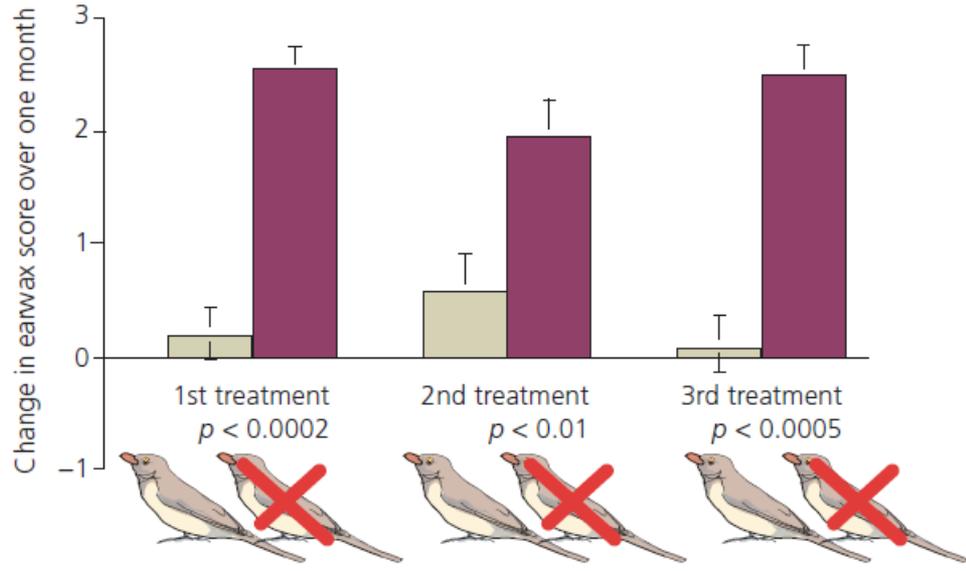
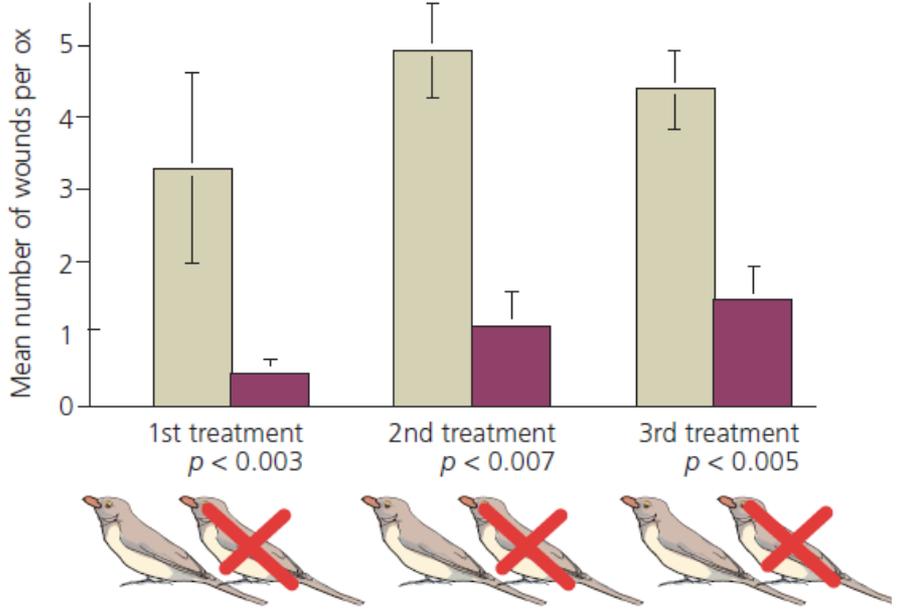
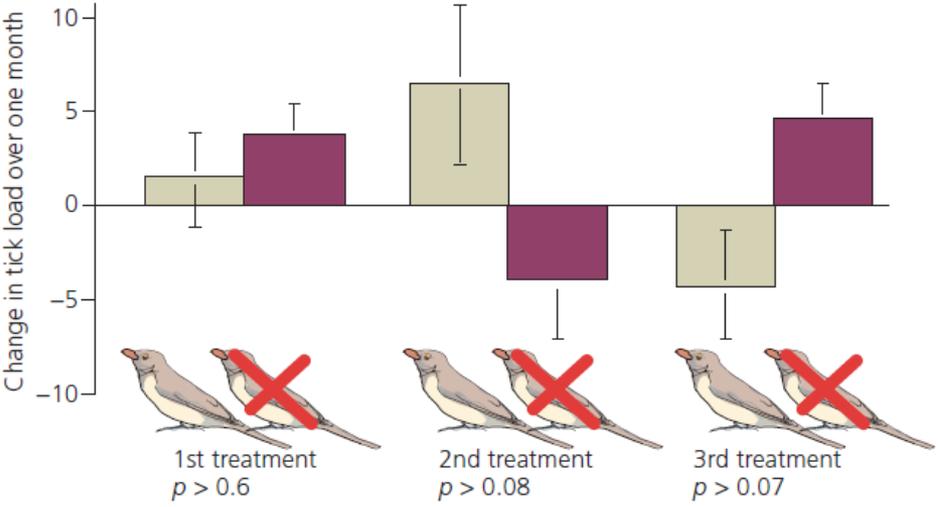


¿Adaptación?



Paul Weeks

Carga parasitaria
Heridas
Cera





Una conclusión molesta...

Lo que parecía ser un comportamiento adaptativo (mutualismo), terminó siendo una interacción antagonista.

“Pájaros vampiros”
que se alimentan también de cera

¡No debemos aceptar como verdadera una hipótesis adaptativa sin haberla puesto a prueba!



Experimentos para poner a prueba adaptaciones

“El baile de la mosca rayada”



Phidippus apacheanus

Zonosemata vittigera

¿Mimetismo?

¿Evita la predación de otros predadores al imitar a las arañas Salticidae?

¿Evita la predación por parte de las arañas Salticidae al imitarlas?

¿Ninguna de las anteriores?

Hipótesis 1: Las moscas no imitan a las arañas saltadoras. (cortejo)

Hipótesis 2: Las moscas imitan a las arañas saltadoras, pero las moscas que se comportan de esta manera disuaden a otros predadores (otras arañas, mantis, lagartijas, etc.).

Hipótesis 3: Las moscas imitan a las arañas saltadoras y este mimetismo disuade específicamente a éstas arañas (y no a otros predadores).

	A	B	C	D	E
					
Treatment	<i>Zonosemata</i> untreated	<i>Zonosemata</i> with own wings cut and reglued	<i>Zonosemata</i> with housefly wings	Housefly with <i>Zonosemata</i> wings	Housefly untreated
Purpose	Test effect of wing markings plus wing waving	Control for effects of operation	Test effect of wing waving without wing markings	Test effect of wing markings without wing waving	Test effect of no wing markings and no waving

Predictions under hypothesis 1: No mimicry occurs.

Jumping spider will:	Attack	Attack	Attack	Attack	Attack
Other predator will:	Attack	Attack	Attack	Attack	Attack

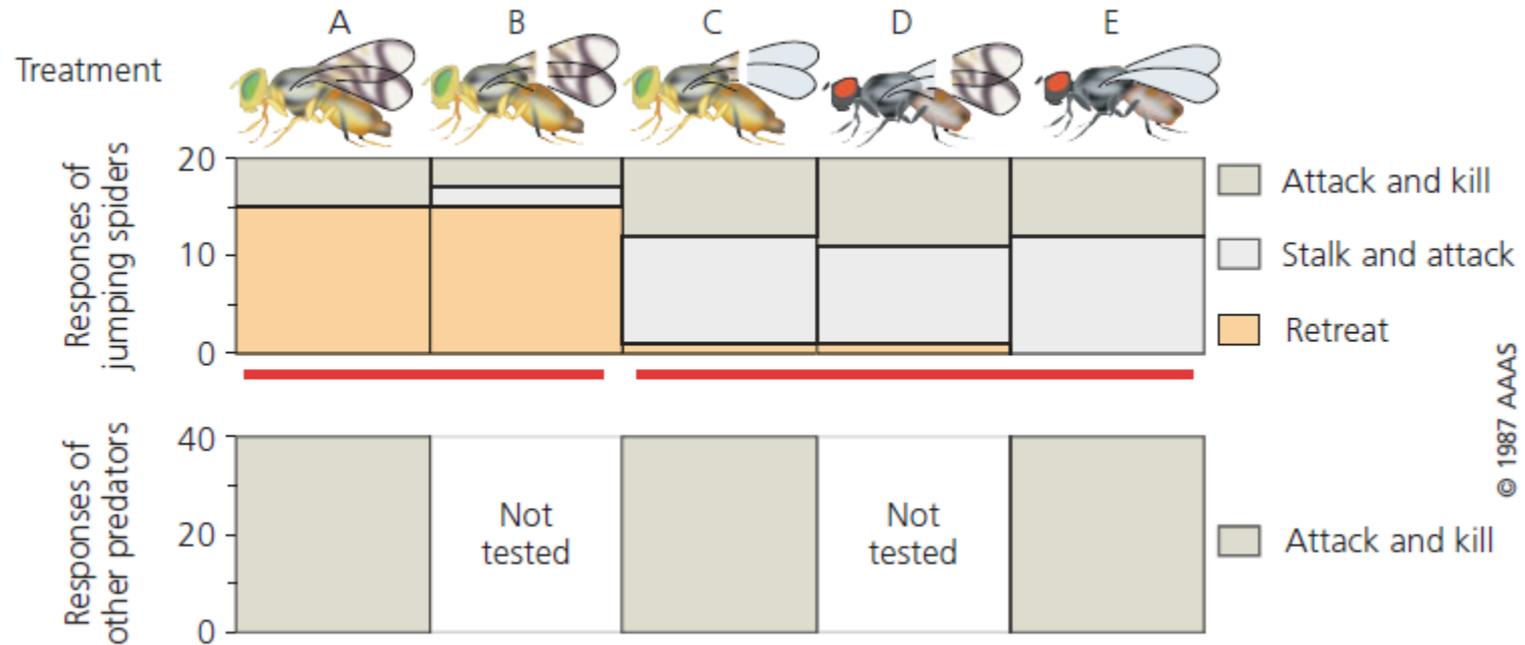
Predictions under hypothesis 2: Mimicry deters predators other than jumping spiders.

Jumping spider will:	Attack	Attack	Attack	Attack	Attack
Other predator will:	Retreat	Retreat	Attack	Attack	Attack

Predictions under hypothesis 3: Mimicry deters jumping spiders.

Jumping spider will:	Retreat	Retreat	Attack	Attack	Attack
Other predator will:	Attack	Attack	Attack	Attack	Attack

Resultados



© 1987 AAAS

Las arañas saltadoras tendieron a no atacar a las moscas que tenían las alas con bandas y que desplegaban la danza, pero atacaban a aquellas que no tenían alguna o ambas características.

Los resultados son consistentes con la hipótesis 3, pero no con la 1 y 2.

Adaptación

definiciones

Un carácter adaptativo **incrementa el *fitness*** comparado con otros caracteres alternativos

Definición sin perspectiva histórica (Reeve & Sherman)

“Una adaptación es una variante fenotípica de entre un grupo especificado de variantes en un ambiente dado, que resulta en un mayor *fitness*.”

Definición con perspectiva histórica (Harvey & Pagel)

“Para que un carácter sea considerado adaptativo debe ser un carácter derivado que evolucionó en respuesta a un agente selectivo específico. El carácter evolucionó (cambió) por SN”

“Se puede concluir que un atributo es adaptativo solamente comparando sus efectos sobre el *fitness* con los del estado ancestral del carácter a partir del cual evolucionó.”

Un cierto estado podría ser una consecuencia de la historia filogenética de un taxón (lastre) y no una adaptación, más allá de lo que pueda inferirse a partir de su función.

Adaptación y lastre filogenético

La ausencia de alas en Tisanuros



En Tisanuros o *pececitos de plata*
Lastre filogenético



En Sifonápteros o *pulgas*
“... podría ser una adaptación”

Adaptación

definiciones

“Antes de afirmar que un carácter es adaptativo en cuanto a su función actual, lo sensato es preguntarse **desde qué estado ancestral** evolucionó y si esa evolución fue causada por selección natural en el sentido de **mantener la función actual**”
(Coddington 1988)

“Ante la pregunta de por qué una especie presenta un cierto atributo y no otro, la respuesta puede ser **adaptación** o puede ser **historia** filogenética” [y/o]

Definición: “Un atributo es una adaptación a cierta función si se ha hecho común o es mantenido en una población debido a selección natural vinculada a dicha función”

Adaptación

¿Cómo investigar la adaptación para evaluar si un cierto carácter es adaptativo?

“We should not suppose that a feature is an adaptation unless the evidence favors this interpretation”

1. Diseño sugerente (evidencia débil)

La explicación *ingenieril*. Morfología y Fisiología funcionales.

Se considera adaptativo el estado de un carácter que implica una funcionalidad interpretada *ad hoc* y/o que **correlaciona positivamente con la presión de selección**.

Mamíferos y aves con mayor tamaño corporal (Bergmann) u orejas y piernas más cortas (Allen) en ambientes fríos (“Se puede inferir la función de un carácter determinando los factores ambientales con los que se correlaciona”).

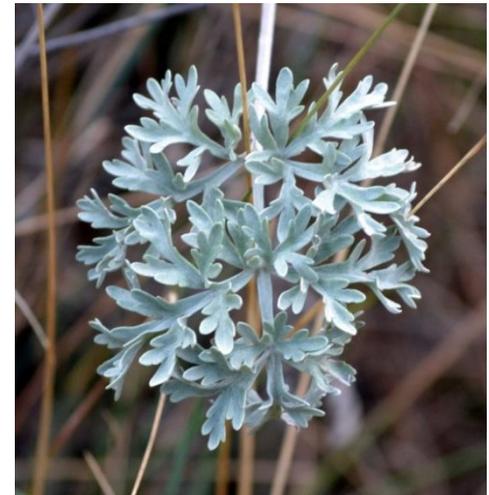
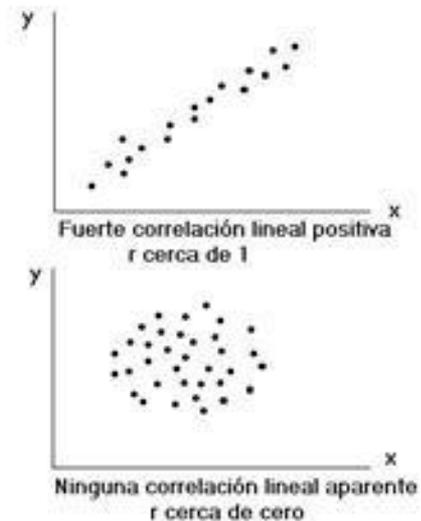
También se puede usar la correlación para ‘predecir’ los caracteres adaptativos apropiados que podrían evolucionar bajo esa presión.

Adaptación, diseño y correlaciones

La necesaria prudencia

Artemisia carruthii que crece en desiertos cálidos NA tiene hojas estrechas y partidas, pero sus congéneres que crecen en otros ambientes tienen hojas enteras y anchas. Se puede plantear la H que *A. carruthii* evolucionó (adaptativamente) de ancestros con hojas anchas.

Las especies de *Acacia* (SA), *Acacia* (SAfr) y *Desmanthus* (NA) que son miembros de una misma familia (Mimosaceae) tienen hojas partidas y estrechas en ambientes variados. El tipo de hoja plausiblemente es un carácter conservado desde un ancestro común y no una adaptación.



Adaptación

investigación sobre adaptaciones

2. Experimentos que muestran

- (a) que un estado de un carácter mejora el 'rendimiento' (e.g., capacidad de moverse o defenderse), CAUSA **PRÓXIMA** DE UNA ADAPTACIÓN
- (b) que ese estado del carácter incrementa la supervivencia y/o el éxito reproductivo (otorga mayor *fitness*) CAUSA **ÚLTIMA** DE UNA ADAPTACIÓN

- (a) los individuos comparados deben diferir y eso debe ponerse en evidencia en forma experimental (un estado aumenta eficiencia fotosintética, capacidad de escapar o de obtener alimento: morfología, fisiología, conducta),
- (b) Puede ser difícil mostrar que la diferencia en rendimiento realmente afecta la supervivencia o la reproducción en condiciones naturales, PERO ES NECESARIO.

Adaptación

Método Comparativo y Control por Filogenia

3. Método comparativo

Se pone a prueba evolución convergente y divergente. Comparaciones entre especies para poner a prueba hipótesis sobre adaptaciones.

- **Convergencia:** La evolución –**independiente filogenéticamente**– de grandes tamaños corporales en especies de mamíferos septentrionales implicaría una adaptación a las bajas temperaturas. La explicación de la ventaja del tamaño corporal frente a las bajas temperaturas debe poder deducirse de leyes físicas y fisiológicas. Luego se pone a prueba el patrón correlacionando temperatura *vs* tamaño entre especies **independientes**.

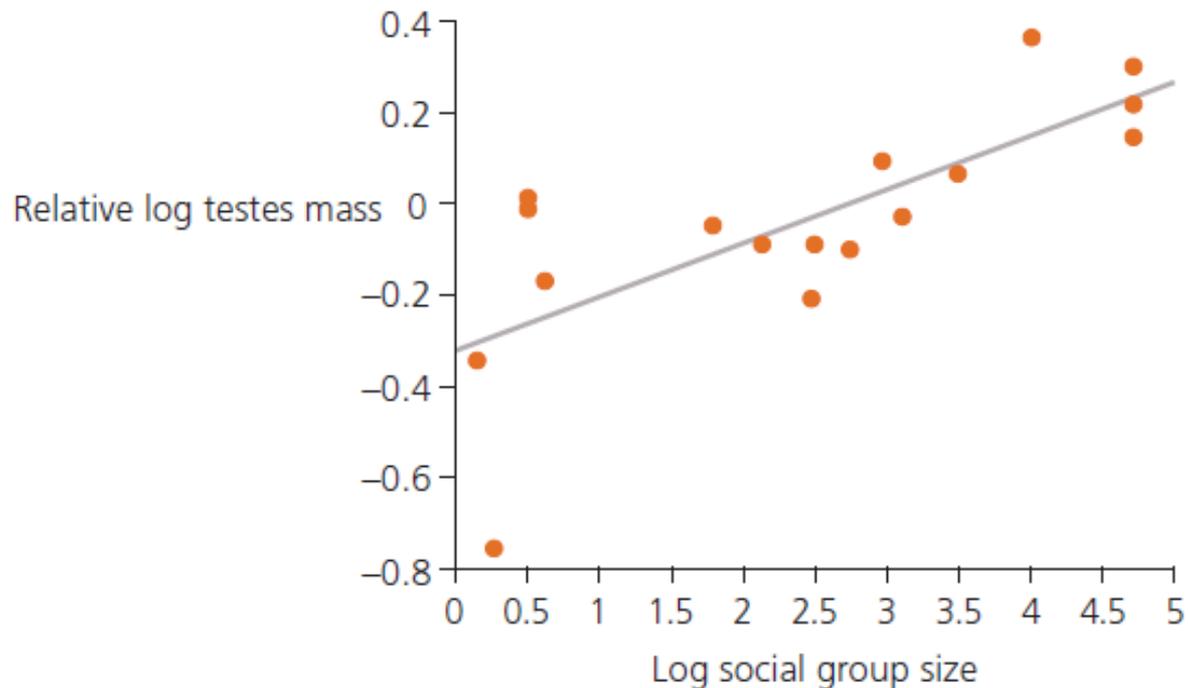
- **Divergencia** (radiación adaptativa): La evolución de riñones diferentes en ratones **de la misma familia** que habitan desiertos *versus* bosques tropicales implicaría adaptación de los primeros a la escasez de agua (la diferencia debe tener una explicación a favor de la adaptación). Diseño sugerente manejado con sutileza filogenética.

Adaptación

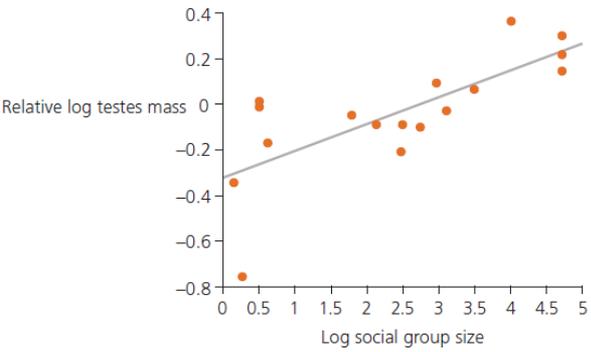
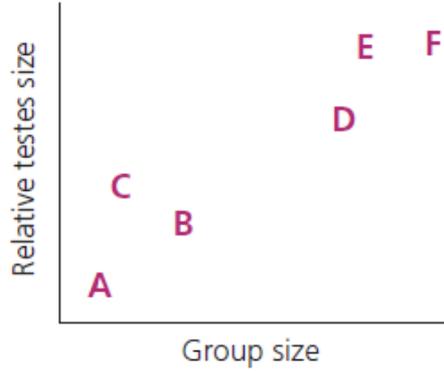
Método Comparativo y Control por Filogenia

¿Por qué algunos murciélagos tienen testículos más grandes que otros?

¿Competencia espermática en especies poliándricas?

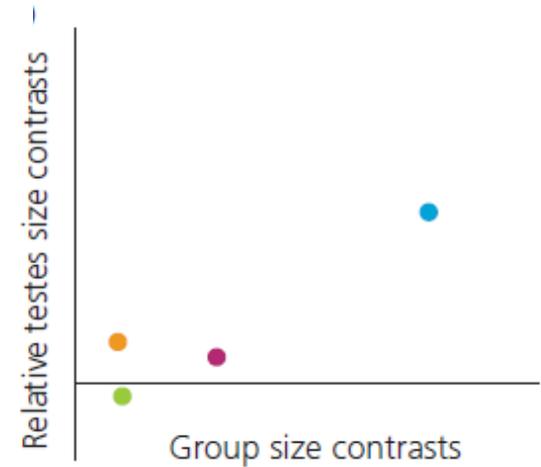
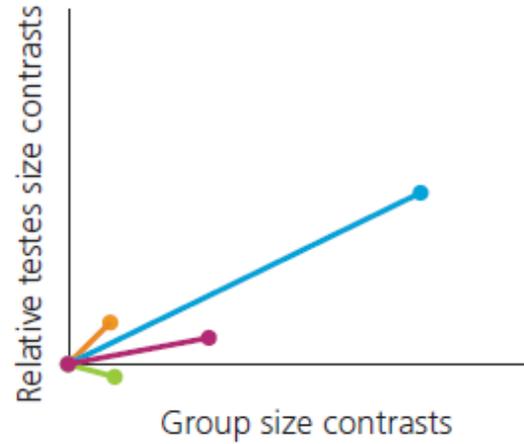
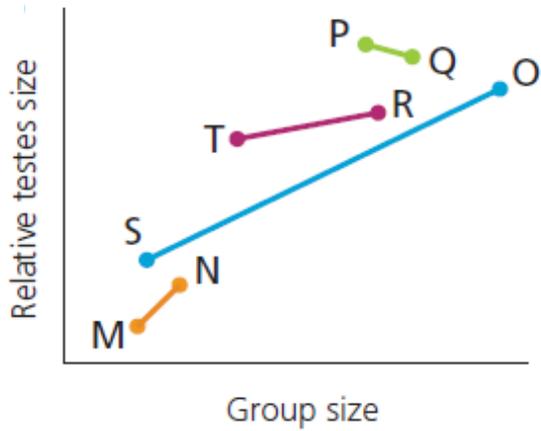
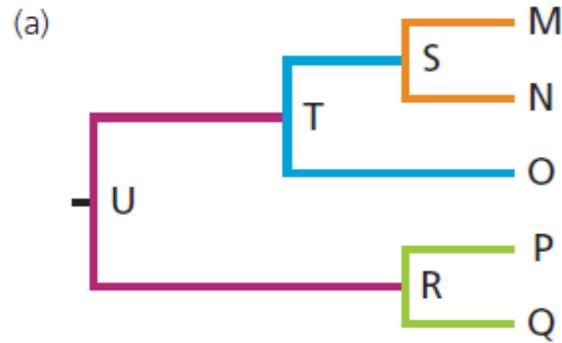


Método Comparativo y Control por Filogenia

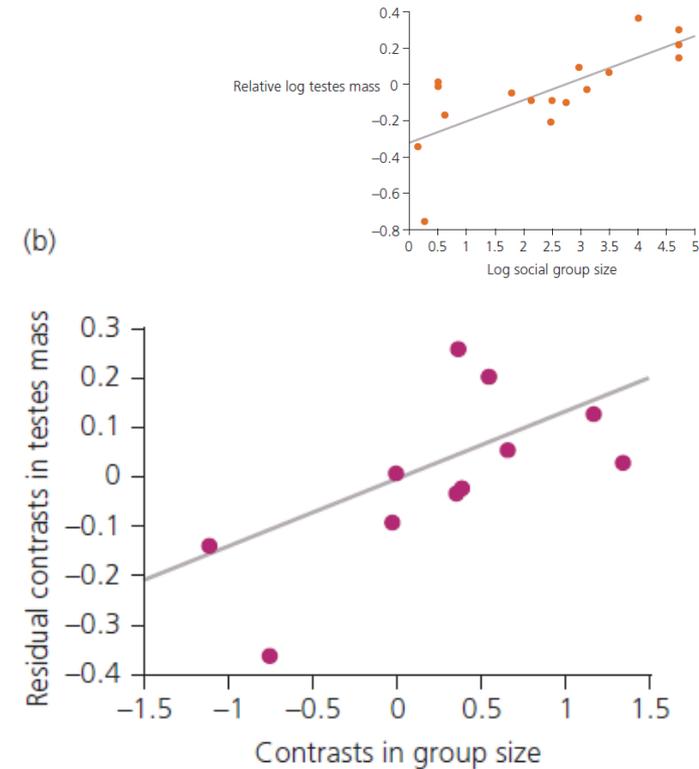
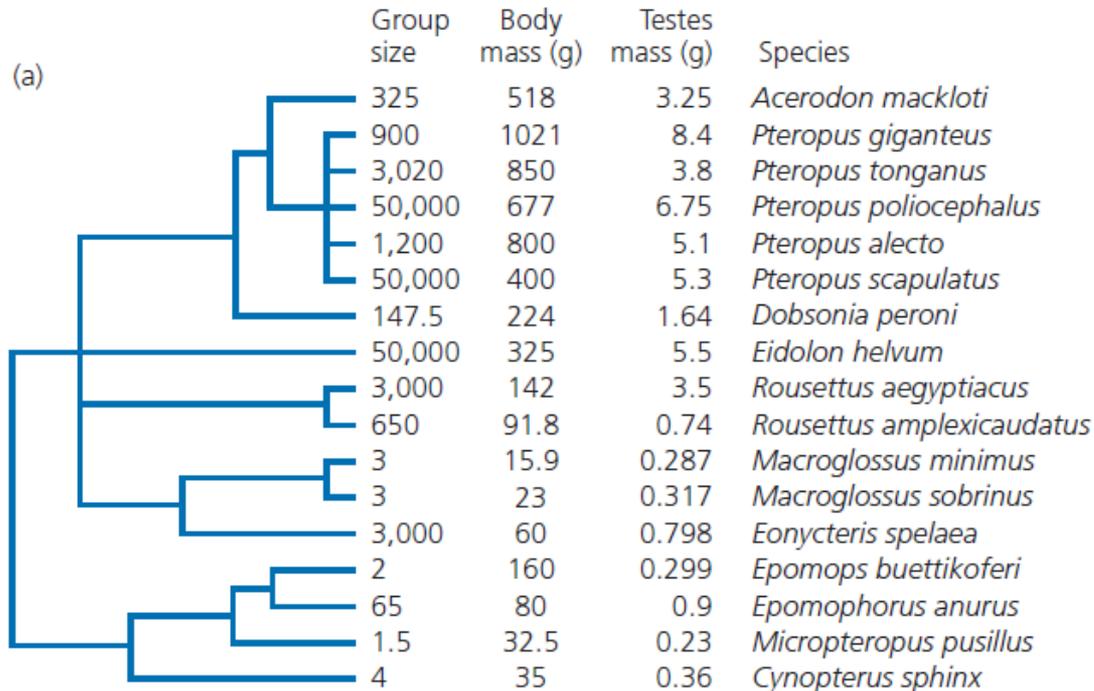


Método Comparativo y Control por Filogenia

Contrastes filogenéticamente independientes (Felsenstein 1985)



Método Comparativo y Control por Filogenia



Los resultados utilizando contrastes filogenéticos independientes apoyan la hipótesis de que el mayor tamaño de testículos es adaptativo en murciélagos con distintos niveles de poliandria.

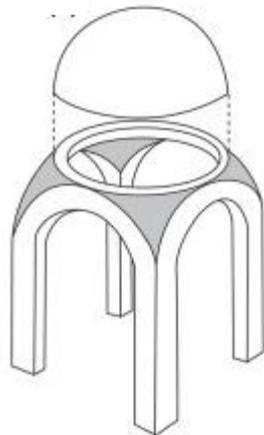
Adaptación

Método Comparativo: características y limitaciones

- Usa el método hipotético deductivo. Formula una hipótesis explícita sobre adaptación que guía el análisis.
- La H adaptativa lleva a predicciones que pueden corroborarse en otros contextos: organismos no incluidos en la base de datos inicial, extintos y vivientes, etc.
- Predice una asociación, pero no necesariamente el curso futuro de la evolución.
- La correlación (a) usualmente no explica toda la variación de Y (causalidad múltiple), y (b) no implica causalidad necesaria de X sobre Y (puede ser al revés o ambas estar causadas por V). Solo conduce a aceptar tentativa y provisionalmente la H adaptacionista y a darle continuidad al programa de investigación (e.g., experimentos).
- La muestra usada debe reflejar independencia estadística, en particular debe evitar los efectos del ‘lastre filogenético’.

Los excesos del “programa adaptacionista”

Los spandrels de San Marco



Inversiones del mecanismo explicativo

Los tímpanos, espacios triangulares formados por la intersección de un par de arcos, son subproductos necesarios en la arquitectura de una cúpula, no son su razón de ser, no han sido concebidos para albergar a los Evangelistas.

Los excesos del “programa adaptacionista”

Espacios rómbicos en la bóveda de King’s College



“La inversión consiste en interpretar un hecho secundario (e.g. decoración) como una adaptación cuando, en realidad, es un subproducto de una causa no adaptativa”.

“Los tímpanos de San Marco no fueron concebidos para albergar a los Evangelistas”.

Tales inversiones en el mecanismo explicativo son frecuentes en la Biología Evolutiva.

Adaptación

Un mundo con y sin ella

Caracteres no adaptativos

- Caracteres que surgen como consecuencias necesarias de la física (el retorno al agua de los ‘peces voladores’ es por la gravedad y no una adaptación para respirar), o la química (color rojo de la sangre es un subproducto de la estructura de la hemoglobina).
- Caracteres que han evolucionado por deriva genética (alelos reemplazados por otros con igual función).
- Caracteres que se establecen no porque confieren una ventaja adaptativa sino porque están correlacionados con otros que sí la confieren (pleiotropía).
- Lastre filogenético o desfasaje temporal (grandes frutos de árboles neotropicales serían antiguas adaptaciones a la dispersión por grandes mamíferos extinguidos en el Pleistoceno).

Los excesos del “programa adaptacionista”

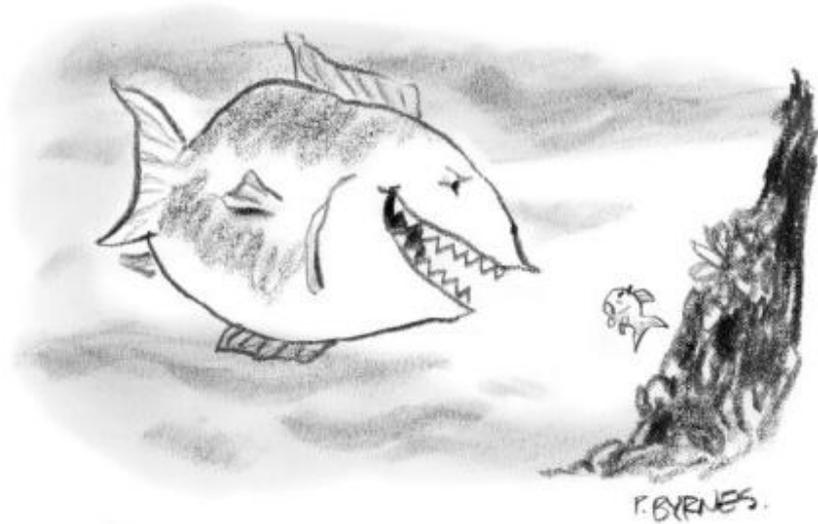
Darwin mismo había hecho notar estos posibles excesos, “... pero Wallace y Weismann fueron mucho más lejos: consideraron que casi todos los caracteres de un animal respondían a una adaptación en particular...”

“La mayoría de los biólogos atomizan a los organismos, los reducen a partes elementales, e intentan comprender la utilidad adaptativa de cada una de las partes tomadas en forma aislada”.

“¿Acaso es preciso reemplazar explicaciones adaptativas insatisfactorias por otras, igualmente adaptativas, que quizás se revelen igualmente insatisfactorias? ¿No sería mejor buscar explicaciones alternativas que no repitan la fórmula?”

“Si una explicación adaptativa se revela falsa a la luz de una prueba se la sustituye por otra (adaptativa)... El campo de narraciones o historias adaptativas es tan vasto como fértil nuestro espíritu... Siempre pueden formularse nuevas fabulaciones y, si no se dispone de una narración adecuada, siempre es posible lamentar la ignorancia temporal y esperar”.

“Es frecuente que los evolucionistas se sirvan de la (pura) compatibilidad con la SN como único criterio, y que consideren que su trabajo está acabado cuando han formulado una historia plausible”.



"What would Darwin do?"

