

LA EVOLUCIÓN EN MARCHA: CONCEPTOS, LÓGICA Y METODOLOGÍA EN LA ECOLOGÍA EVOLUTIVA

Marcos Méndez Iglesias

Depto. Biología de Organismos y Sistemas (Ecología), Universidad de Oviedo.
C/. Catedrático Rodrigo Uría, s/nº; 33071 Oviedo (Asturias).
Dirección actual: Avdelningen för Växtecologi, Uppsala Universitet.
Villavägen 14; SE-752 36 Uppsala (Sverige)
marcos.mendez@vaxtbio.uu.se

Resumen

La Ecología Evolutiva estudia la evolución en poblaciones de organismos actuales. Se cuestiona si diferentes fenotipos conducen a diferencias en eficacia biológica y cómo eso afecta a la distribución de fenotipos en las generaciones siguientes. Para la formulación de hipótesis, la Ecología Evolutiva se ayuda de modelos matemáticos, como los modelos de optimización, los modelos de teoría de juegos y los modelos genéticos. En el lado empírico, se han desarrollado métodos para la medida de la eficacia biológica y la selección natural sobre distintos fenotipos de una misma especie. Además se usan comparaciones entre especies, en las que se incorporan datos sobre las relaciones filogenéticas.

Palabras clave: Ecología Evolutiva, Adaptación, Selección natural, Optimización, Teoría de juegos, Genética Cuantitativa, Método comparativo.

Ongoing evolution: concepts, logic and methodology in evolutionary ecology

Abstract

Evolutionary ecology describes evolution in present-day populations of organisms. It asks how different phenotypes are related to differences in fitness, and how this relationship influences phenotypic distributions in future generations. In order to make hypotheses, evolutionary ecology adopts mathematical models, as optimization, gametheoretical and genetical models. On the other, empirical hand, procedures have been developed to measure fitness of, and natural selection on, different phenotypes within a species. In addition, between species comparisons are utilised, in which information about phylogenetic relatedness is included.

Key-words: Evolutionary ecology, Adaptation, Natural selection, Optimisation, Theory of games, Quantitative genetics, Comparative method.

1. INTRODUCCIÓN: LA EVOLUCIÓN AÚN ESTÁ OCURRIENDO

Para los no especialistas, el término 'evolución' evoca sucesos que ocurrieron en la noche de los tiempos. Según esta idea, el proceso evolutivo ha dejado sus huellas en forma de fósiles y en el hecho de que las semejanzas entre especies actuales indican la existencia de un ancestro común. Por tanto, el estudio de la evolución está asociado a disciplinas como la Paleontología y la Filogenia.

Pero ¿es esa toda la verdad? En absoluto, si se consideran las palabras de Antonovics (1987): "la evolución, como ciencia, consta de dos disciplinas bastante separadas, una inferencia de sucesos pasados y el estudio de procesos actuales". Efectivamente, el proceso evolutivo ha ocurrido en poblaciones de organismos. Pero, precisamente, eso es algo que no escasea ¿Por qué no habría de ser posible estudiar la evolución en las poblaciones actuales, del mismo modo en que se supone que ha actuado en las del pasado? Muchos científicos se dedican al estudio de la evolución 'de cada día'; esa es la tarea de la Ecología Evolutiva. El objetivo del presente capítulo es dar a conocer la lógica que se sigue en dicha labor y las técnicas con ella asociadas.

2. PRIMERAS HERRAMIENTAS: LA BASE CONCEPTUAL DE LA EVOLUCIÓN

Aunque los conceptos y mecanismos básicos de la evolución fueron expuestos por Darwin (1859) en *El origen de las especies*, su definición ha permanecido ambigua y confusa durante mucho tiempo. Eso ha dificultado enormemente el estudio de la evolución. En los últimos 20 años, no obstante, se ha producido un gran debate sobre el significado concreto de adaptación (Brandon, 1990; Reeve & Sherman, 1993), selección natural (Endler, 1986) o eficacia biológica (de Jong, 1994; Sober, 1996), que ha aclarado mucho los términos. A continuación se hace un breve repaso de la terminología evolutiva.

La **evolución** es cualquier cambio direccional o acumulativo neto en los fenotipos de los organismos en el transcurso de muchas generaciones (descendencia con modificación) (Endler, 1986). Una versión actualizada de la explicación de Darwin a la evolución es la siguiente. Los organismos vivos tienen un potencial considerable para reproducirse e incrementar en número. A pesar de ello, las poblaciones de organismos no crecen de modo ilimitado. La causa es que la limitación de recursos (hábitat, alimento, etc.), los factores

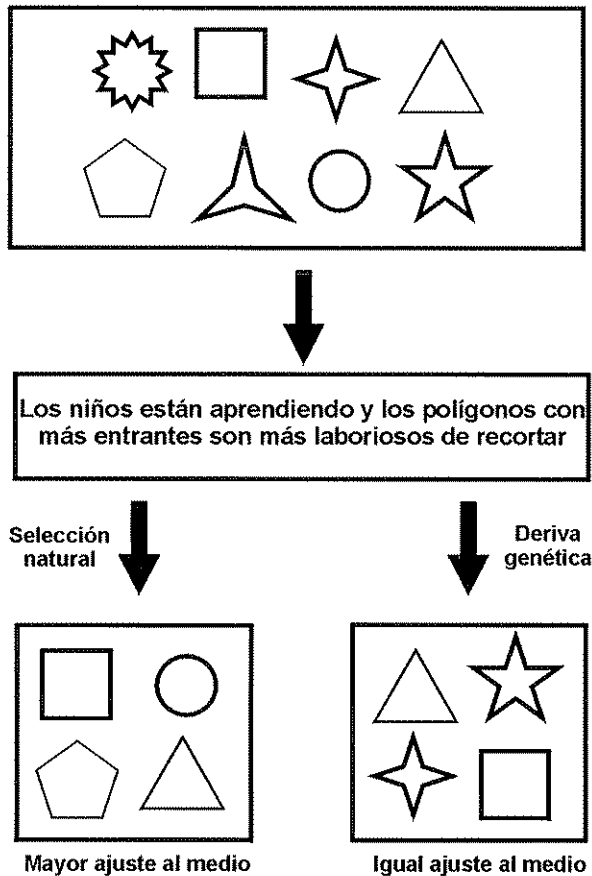


Fig. 1.- Dos mecanismos de evolución en el mundo de los polígonos recortables. En la generación parental (recuadro superior) existe abundante variación fenotípica. El ambiente viene determinado por las habilidades de los niños con las tijeras; su elección de polígonos forma la generación descendiente. En la ruta de la izquierda, la selección natural conduce a una mayor representación de polígonos sin entrantes en la siguiente generación (recuadro inferior izquierdo). La adaptación de la población de polígonos al ambiente ha aumentado. En la ruta derecha, con deriva genética, simplemente se eligen al tuntún los polígonos. Dos estrellas, con muchos entrantes, aparecen en la generación descendiente (recuadro inferior derecho). La adaptación de la población al ambiente no ha mejorado.

físicos (temperatura, humedad, etc.) y la presencia de otros organismos imponen límites a la expansión de las especies: existe una 'lucha por la existencia'. Esta metáfora de la 'lucha por la existencia' puede formalizarse mediante el concepto de **eficacia biológica** (*fitness*), que es una medida de la contribución numérica de un organismo a la siguiente generación (de Jong, 1994). Se trata de un concepto demográfico, de carácter numérico, que actúa como factor de corrección en el cálculo de la composición de fenotipos de la generación siguiente.

La idea de un ambiente donde los recursos son limitados y la observación de que los individuos diferían en eficacia biológica fueron la base del mecanismo propuesto por Darwin para explicar el cambio evolutivo, la **selección natural**. Se trata de un proceso originado por la existencia de diferencias biológicas heredables entre individuos y que puede conducir al cambio genético en poblaciones o especies (Endler, 1986). Las condiciones para que exista selección natural son: (a) variación fenotípica entre individuos de una especie, (b) una relación consistente entre el fenotipo individual y su eficacia biológica, y c) heredabilidad, es decir, una base genética de la variación fenotípica. Si se cumplen esas tres condiciones, entonces se seguirán, necesariamente, los siguientes resulta-

dos: (1) se producirá una supervivencia y/o reproducción diferencial de los fenotipos, y (2) si la población no está en equilibrio, se producirá un cambio predecible en los fenotipos de los descendientes respecto a los existentes en la generación previa, más allá de lo esperado por las condiciones (a) y (c) (Endler, 1986) (Fig. 1).

Otro mecanismo que puede conducir al cambio evolutivo, y desconocido en tiempos de Darwin, es la **deriva genética** (*genetic drift*). Es un proceso de muestreo aleatorio de alelos entre generaciones (Endler, 1986). También requiere las condiciones (a) y (c) comentadas para la selección natural, pero la condición (b) debe estar ausente. En su lugar, requiere otra condición: (d) un tamaño poblacional suficientemente pequeño para que el efecto de muestreo aleatorio sea suficientemente importante. Sus resultados son también la diferencia en composición de fenotipos entre generaciones, pero en este caso los cambios no son consistentes sino que varían de modo aleatorio (Fig. 1).

Solamente la selección natural es capaz de explicar la **adaptación**. La palabra en castellano 'adaptación' sirve para traducir dos términos ingleses con significados diferentes. '*Adaptedness*' es la condición de estar adaptado, es decir, el grado en que un organismo es capaz de vivir y reproducirse en un conjunto dado de ambientes (Endler, 1986). '*Adaptation*' es el proceso de llegar a estar adaptado, o más adaptado (Endler, 1986). En adelante se utilizará el término adaptación para traducir '*adaptedness*'. Así, el proceso de selección natural produce el estado de adaptación y se evita la confusión innecesaria de considerar procesos tanto a la selección natural como a la adaptación. La adaptación de un organismo puede deberse a su fenotipo global o puede estar principalmente influida, en un momento dado, por uno o varios atributos, o rasgos, de dicho fenotipo. En tal caso, se habla de **rasgos adaptativos** (*adaptive traits*). Reeve & Sherman (1993) han distinguido dos tipos de definiciones de rasgo adaptativo, que difieren en que una considera simplemente la utilidad actual del mismo mientras que la otra incorpora también su utilidad en el pasado:

1. Definición no histórica. Un rasgo es adaptativo si produce la máxima eficacia biológica respecto a un conjunto definido de valores del rasgo, en un ambiente dado.
2. Definición histórica. Un rasgo es adaptativo si ha sido moldeado por selección natural para su función actual.

El marco teórico desarrollado por Darwin y otros autores posteriores ha cambiado radicalmente la forma en que los biólogos contemplan la diversidad de organismos vivos. No en vano afirmaba el genetista de origen ruso Theodosius Dobzhanski: "*En Biología, nada tiene sentido sino es a la luz de la evolución*". Ciertamente, una explicación completa del mundo vivo no puede contentarse ya con responder al '¿Cómo?', especificando las bases bioquímicas, embriológicas o fisiológicas de un patrón observado. Debe también incluir una respuesta al '¿Por qué?', estableciendo las razones evolutivas de dicho patrón (Mayr, 1961).

Es aquí cuando comienza la labor de los ecólogos evolutivos. Frente a la extrema diversidad de formas y comportamientos, que raya a veces en lo estrafalario y ha sido explotada en muchos libros divulgativos de historia natural como muestra de las 'maravillas de la naturaleza', se preguntan ¿cómo puede explicarse, desde un punto de vista evolutivo, la diversidad morfológica y etológica de los seres vivos? En la tabla I se presentan las principales líneas de investigación de la Ecología Evolutiva. Dentro de ese esquema, el estudio detallado de los rasgos supuestamente adaptativos, la reconstrucción de su historia evolutiva y el papel jugado en la misma

Tabla 1

Las cinco líneas de investigación de la Ecología Evolutiva, según Ricklefs (1990, Cap. 26).

1. Mecanismos del cambio evolutivo desde un punto de vista genético, incluidos los límites impuestos por la disponibilidad de variación genética.
2. Elección de pareja y del modo de apareamiento de forma que se optimice el genotipo de los descendientes.
3. Interpretación de la forma y función en el contexto de la adaptación.
4. Determinación del grado y mecanismos de ajuste de los organismos a su ambiente.
5. Grado en que las propiedades de sistemas ecológicos como comunidades y ecosistemas dependen de las relaciones evolutivas entre sus componentes (coevolución).

por la selección natural ha sido denominado el '**programa adaptacionista**' (Mayr, 1983). Este programa de investigación ha revelado el mecanismo evolutivo de numerosos rasgos de extrema complejidad. Pero además, este tipo de cuestiones ha permitido interpretar de un modo nuevo estructuras o comportamientos cuyo sentido previo se ignoraba.

Gould & Lewontin (1979) caricaturizaron el 'programa adaptacionista' en los siguientes términos: (1) se encuentra variación fenotípica para un rasgo, (2) se le adjudica una base genética (sin pruebas) a dicha variación, y (3) se elabora una explicación adaptativa para explicarla mediante una "*imaginativa reconstrucción post-hoc*", también llamada una historia del tipo 'y así sucedió'. La crítica de Gould & Lewontin (1979) puso el dedo en la llaga ante estudios poco escrupulosos (Reznick & Travis, 1996) y ayudó a ampliar el espectro de explicaciones evolutivas, incluyendo no sólo la selección natural sino otros procesos no adaptativos. Pero, lejos de acabar con el 'programa adaptacionista', la crítica lo ha fortalecido (Rose & Lauder, 1996), señalando lo nocivo de prácticas poco rigurosas, dotándolo de nuevos conceptos y forzando el desarrollo de una metodología más rigurosa. Es hora de pasar a ver en qué consiste dicha metodología.

3. LAS ARMAS TEÓRICAS: LOS MODELOS MATEMÁTICOS

En toda ciencia, la formulación de hipótesis tiene un papel fundamental y la Ecología Evolutiva no es una excepción. Cada vez con mayor frecuencia, esa actividad se hace en términos matemáticos, porque las matemáticas permiten explorar las consecuencias de las hipótesis de un modo mucho más preciso que los simples razonamientos verbales. De ahí el uso de modelos matemáticos. Un **modelo** es una representación abstracta y simplificada de un fenómeno natural (Gotelli, 1995). La realidad es demasiado compleja como para considerar simultáneamente todas las variables que influyen en un fenómeno dado. Los modelos permiten (1) simplificar la realidad, al seleccionar un subconjunto reducido de los factores potencialmente relevantes y (2) generar predicciones sobre lo que debería observarse en la naturaleza si los factores elegidos realmente son importantes (Gotelli, 1995). Los modelos se dividen en generales y específicos (Parker & Maynard Smith, 1990). Los modelos generales dan ideas cualitativas sobre el espectro y formas de solución de diversos problemas biológicos. Los modelos específicos se diseñan para su aplicación cuantitativa a especies concretas. A menudo se trata de versiones más sofisticadas de algún modelo general. En Ecología Evolutiva se utilizan básicamente tres tipos de modelos: de optimización, de teoría de juegos y genéticos.

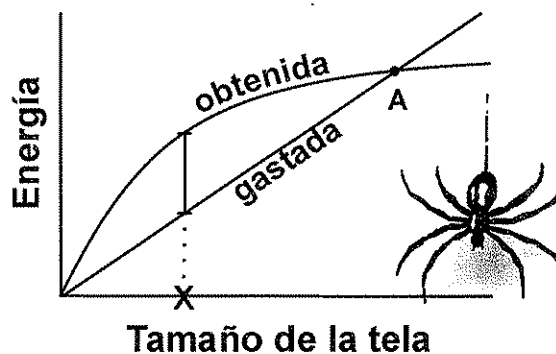


Fig. 2.- Una araña (actor) puede construir telas de distinto tamaño, desde muy pequeñas hasta tan grandes como sus reservas de seda le permitan (conjunto de estrategias). ¿Cuál es el tamaño óptimo de la tela? Un aumento del tamaño de la tela supone mayor captura de presas y, por tanto, energía obtenida (beneficio, línea curva de la gráfica). Pero también supone un consumo creciente de seda y, por tanto, de energía (coste, línea recta). Por encima del punto A, el coste es mayor que el beneficio, por lo que no sería rentable construir telas cada vez mayores. Por debajo del punto A el beneficio supera al coste. Pero es en el valor X donde la diferencia entre coste y beneficio (segmento) se hace máxima. El tamaño indicado por X es el óptimo. En ese caso, la moneda de eficacia biológica es la energía neta conseguida, no una medida del éxito reproductor.

3.1. Modelos de optimización

La selección natural puede considerarse un proceso que evalúa diseños alternativos de un fenotipo o un rasgo, aumentando las frecuencias de aquellos mejor adaptados para la reproducción en el ambiente actual. No obstante, suponer que la evolución conduce simplemente a una maximización del valor del rasgo en cuestión es algo irreal. El organismo más apto posible viviría eternamente, reproduciéndose de modo continuo a un ritmo infinito. Pero semejante organismo no existe. Ello se debe a que todo fenotipo conlleva unos beneficios en eficacia biológica, pero también unos costes. Por eso, el fenotipo más apto alcanzable es a menudo un compromiso, debido a los **balances coste-beneficio** (*trade-offs*) entre diferentes opciones. Otro límite viene impuesto por la existencia de constricciones a las opciones de diseño factibles. Una **constricción** (*constraint*) es una limitación a la variabilidad del fenotipo causada por la estructura, carácter, composición o dinámica del sistema genético o embriológico de un organismo (Endler & McLellan, 1988). Por tanto, lo más que la selección natural puede conseguir es un valor óptimo del fenotipo o del rasgo respecto al estado general de adaptación local del organismo (Fig. 2). La optimización tiene que ver con constricciones y balances, no con la perfección.

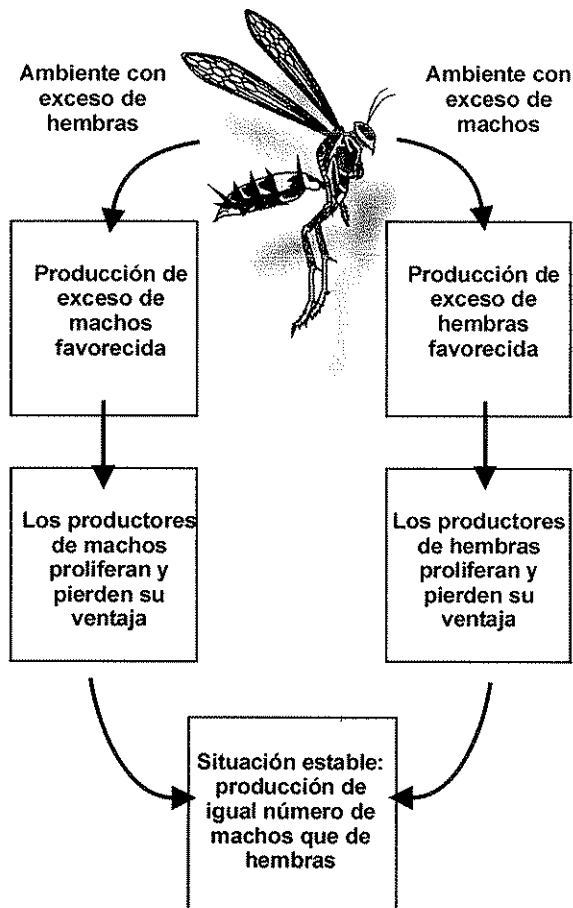


Fig. 3.- Los himenópteros deciden el sexo de su descendencia por el procedimiento de fecundar (hembras) o no (machos) sus huevos. ¿Qué proporción de huevos deberían fecundarse? No existe una solución óptima a esa pregunta porque el éxito de cada caso dependerá de las decisiones de los restantes miembros de la población. La producción de descendientes masculinos tendría mucho éxito en una situación donde predominase la producción de hembras, pero sería desastrosa si ya predominan los machos. Además, la ventaja inicial de cada estrategia desaparece en generaciones posteriores, al extenderse en la población el fenotipo con más éxito. La única estrategia evolutivamente estable es la producción de la misma proporción de machos que de hembras.

Los ecólogos evolutivos tratan de predecir esos fenotipos óptimos por medio de modelos de optimización, tomados de la Ingeniería y la Economía (Maynard Smith, 1978). Un modelo de optimización contiene los siguientes elementos (Maynard Smith, 1978; Parker & Maynard Smith, 1990; Seger & Stubblefield, 1996):

1. Un **actor**, normalmente un individuo que expresa el fenotipo cuya evolución se quiere entender.
2. Una **moneda** en que se evalúa la eficacia biológica de los fenotipos alternativos.
3. Unas **variables de control** que cuantifican los estados de los fenotipos.
4. Una **función de eficacia biológica** que describe la relación entre la eficacia biológica y las variables de control que representan los fenotipos, teniendo en cuenta las condiciones ambientales y otros datos biológicos relevantes. La función objetiva se formula teniendo en cuenta los beneficios y costes asociados a cada fenotipo, así como las restricciones operantes.

5. Un **conjunto de estrategias** que especifica el abanico de fenotipos posibles. Dicho conjunto viene limitado por los balances y constricciones que se apliquen al caso estudiado.

El modelo se analiza para averiguar cuál de los fenotipos especificados en el conjunto de estrategias produce el valor más alto de la función de eficacia biológica. Dicho fenotipo constituye el óptimo para el caso estudiado (Fig. 2). Ese análisis puede hacerse por medio de diversas técnicas matemáticas, en función de la complejidad del modelo, desde la diferenciación de las ecuaciones, pasando por procedimientos de optimización dinámica, hasta simulaciones numéricas (Maynard Smith, 1978; Seger & Stubblefield, 1996). Si se trata de un modelo general el análisis termina en esa fase. Si el modelo es específico, se coteja en qué medida las predicciones del modelo concuerdan con los datos empíricos relevantes. Si concuerdan, el modelo puede reflejar realmente las fuerzas que han modelado el fenotipo estudiado. Si no lo hacen, puede buscarse la causa en varios puntos: se ha elegido mal (1) el conjunto de estrategias, (2) la función de eficacia biológica, o (3) el criterio de optimización, o el rasgo estudiado no es adaptativo (Parker & Maynard Smith, 1990). En caso necesario, el proceso puede repetirse varias veces, modificando el modelo y reanalizándolo o recontrastándolo.

Los modelos de optimización no pretenden que los organismos sean óptimos en ningún sentido global o metafísico y, de hecho, a menudo revelan que distan de estar 'perfectamente' adaptados (Seger & Stubblefield 1996). Aunque el proceso de optimización es ubicuo y potente, el 'estado óptimo' puede ser esquivo o inalcanzable. En un ambiente que no cambia, y dada la variación genética suficiente, la mayoría de los rasgos que afectan a la eficacia biológica llegarían a ser al menos localmente óptimos en el sentido de que la selección natural, actuando aquí y ahora, no podría mejorarlos dadas las constricciones que afectan a dichos caracteres. Pero el ambiente cambia y constricciones de carácter genético, embriológico o filogenético limitan la evolución de los fenotipos de modo complejo. Incluso en esta situación pesimista, una aproximación desde la optimización puede ser fructífera. Los modelos de optimización analizan las presiones selectivas y las constricciones que modulan la respuesta evolutiva de las poblaciones a la selección. Las cuestiones específicas que surgen a menudo motivan contrastes empíricos que aumentan el conocimiento sobre el modo en que los rasgos adaptativos evolucionan... o no consiguen evolucionar.

3.2. Modelos de teoría de juegos

La teoría de juegos fue introducida por Von Neumann & Morgenstern (1953) para analizar el comportamiento económico, pero su aplicación a la evolución ha sido muy fructífera. Su uso evolutivo surgió en el contexto de la Etología, de ahí la utilización de términos teleológicos como estrategia (véase más adelante). No obstante, la idea y la teoría pueden aplicarse a cualquier tipo de variación fenotípica y la palabra 'estrategia' puede remplazarse por la palabra 'fenotipo'.

La teoría de juegos evolutiva es aplicable a casos en los que no existe técnicamente ninguna solución óptima. Esto ocurre cuando la eficacia biológica de un individuo no depende solamente de su propio fenotipo, sino también del fenotipo de los demás individuos de la población (Maynard Smith, 1982; Fig. 3). En esas situaciones, distintos actores tienen distintos valores óptimos del rasgo y, por tanto, no puede alcanzarse el óptimo para todos simultáneamente. En su lugar, cada individuo posee una 'estrategia', es decir, un fenotipo o comportamiento, una especificación de lo que un individuo hará en una situación determinada (Maynard Smith,

1982). Y lo que la evolución produce es una '**estrategia evolutivamente estable**' (EEE). Una EEE es una estrategia tal que, si todos los miembros de la población la adoptan, ninguna otra estrategia posible puede remplazarla por medio de la selección natural (Maynard Smith, 1982). Es decir, la eficacia biológica de la EEE será mayor que la de cualquier fenotipo alternativo que pudiese introducirse en la población. No obstante, la EEE produce valores de eficacia biológica menores que la que tendría cada estrategia posible en una población homogénea, en la que pudiese aplicarse una situación de optimización. Pero ese punto óptimo es inalcanzable porque es inestable, ya que individuos con estrategias alternativas pueden alcanzar mayor eficacia biológica y dar al traste con dicho óptimo (incluso es posible que la EEE conduzca a la extinción de la población; Maynard Smith, 1982).

Los modelos de teoría de juegos comparten algunos elementos con los modelos de optimización. Los actores se denominan jugadores u oponentes. La función objetiva, en este caso, describe la eficacia biológica de individuos mutantes raros que se desvían del comportamiento (o fenotipo) del resto de la población. El conjunto de estrategias específicas lo que un 'jugador' hará en cada situación de las posibles. En lugar de una función de eficacia biológica existe una matriz de recompensas, que define el beneficio neto obtenido por el jugador de acuerdo con las posibles estrategias que pueden adoptar él y sus oponentes.

Según los resultados del modelo se habla de diferentes clases de estrategias (Maynard Smith, 1982):

1. **Estrategias puras.** Cada individuo manifiesta un único fenotipo de todos los posibles (por ejemplo, manifiesta siempre el fenotipo A). La estrategia puede ser **condicional** si un individuo siempre presenta un fenotipo en determinada fase de su vida y otro fenotipo en otra fase de la vida (por ejemplo, muestra siempre el fenotipo A si eres joven; muestra siempre el fenotipo B si eres adulto).
2. **Estrategias mixtas.** Un mismo individuo puede manifestar varias de las estrategias posibles, haciendo la elección entre ellas al azar (por ejemplo, manifiesta el fenotipo A en un x% de las ocasiones y el fenotipo B en un (100-x)% de las ocasiones). Las estrategias mixtas ofrecen dos posibilidades. En una de ellas, la estrategia monomórfica mixta, cada individuo produce los fenotipos que constituyen la EEE. En el otro caso, el estado evolutivamente estable, coexisten varias estrategias puras y una proporción x de los individuos de la población produce el fenotipo A y la proporción 100-x restante produce el fenotipo B.

3.3. Modelos genéticos

En general, los modelos de optimización y de teoría de juegos ignoran la base genética de los rasgos estudiados (Maynard Smith, 1978, 1982). Ello condujo al desarrollo de otro tipo de modelos, basados en los avances de la Genética de Poblaciones, la Genética Cuantitativa y la Genética Evolutiva desde el redescubrimiento de las leyes de Mendel a comienzos del siglo XX (Falconer, 1990).

Durante mucho tiempo, el principal uso de la Genética Cuantitativa fue la mejora de animales y plantas mediante selección artificial. Sólo en épocas más recientes ha comenzado a utilizarse plenamente en el estudio de la evolución en poblaciones naturales. Los modelos de optimización y de teoría de juegos simplemente suponen la existencia de variación genética suficiente como para permitir la evolución

de cualquier fenotipo favorecido por selección. Esa suposición está apoyada por el hecho de que resulta relativamente fácil modificar cualquier rasgo utilizando selección artificial. Sin embargo, también es cierto que la selección no actúa sobre rasgos aislados sino sobre muchos rasgos simultáneamente, o sobre todo el fenotipo. En muchos casos, los rasgos no pueden evolucionar independientemente debido a la presencia de correlaciones genéticas entre los mismos, bien por pleiotropía (un mismo gen afecta a varios rasgos diferentes), bien por ligamiento entre genes (los genes situados en el mismo cromosoma no se transmiten de modo independiente a la descendencia y eso limita la cantidad de fenotipos expuesta a la selección). La existencia de correlaciones genéticas, positivas o negativas, afectará al resultado de la evolución. Las correlaciones negativas pueden impedir cualquier progreso neto, aunque exista variación, pues la mejora de un rasgo supondrá el empeoramiento de otro. Por otro lado, las correlaciones positivas hacen que la mejora de un rasgo arrastre consigo por selección indirecta a otro que no es favorecido por selección pero se haya ligado al que sí lo es.

Los modelos genéticos utilizan las matemáticas matriciales y toman la siguiente forma general (Lande, 1982):

$$dz/dt = G \nabla r$$

donde el lado izquierdo de la ecuación representa el cambio fenotípico (dz) por unidad de tiempo. El lado derecho consta de dos componentes: G es la matriz de variancias y covariancias genéticas que relacionan las distintas variables a estudiar; ∇r es el vector de gradientes de selección que relaciona el valor de la variables con su eficacia biológica. En este tipo de modelos, las constricciones a la evolución (pleiotropía, ligamiento entre genes) quedan reflejadas en la matriz de covariancias genéticas así como en valores negativos del gradiente de selección para algunos de los rasgos. Utilizando álgebra de matrices, se multiplica el vector que define el fenotipo inicial por la matriz de variancias y covariancias y pueden llegar a predecirse las condiciones de equilibrio evolutivo en que los gradientes de selección se hacen nulos (Charlesworth, 1990).

Los modelos genéticos dependen de la medición en poblaciones reales tanto de G como de ∇r . Los valores de G deben obtenerse mediante estudios de Genética Cuantitativa. Estas técnicas se han venido utilizando desde comienzos de siglo y existen numerosos manuales donde son descritas (por ejemplo, Falconer, 1990). Por el contrario, la obtención de los valores de ∇r , los gradientes de selección, es un hallazgo reciente (Arnold & Wade, 1984a, b) y se detallará más adelante.

Los objetivos del estudio genético de la adaptación son diferentes de los que tienen los modelos de optimización. Plantean de un modo más directo cuestiones sobre la importancia relativa de la selección natural y la deriva genética en el proceso evolutivo. Además, han conducido al desarrollo de metodologías para estimar la acción de la selección natural en las poblaciones naturales. Y abordan de modo directo los factores que limitan la acción de la selección natural: existencia de suficiente variación heredable, diferencias de eficacia biológica necesarias para que la selección natural pueda discriminar entre fenotipos, fortaleza de las correlaciones entre caracteres. A pesar de la aparente oposición entre modelos de optimización y modelos genéticos, bajo ciertas condiciones simplificadoras, las predicciones de unos y otros pueden estar bastante próximas (Charlesworth, 1990). En realidad, constituyen aproximaciones teóricas complementarias.

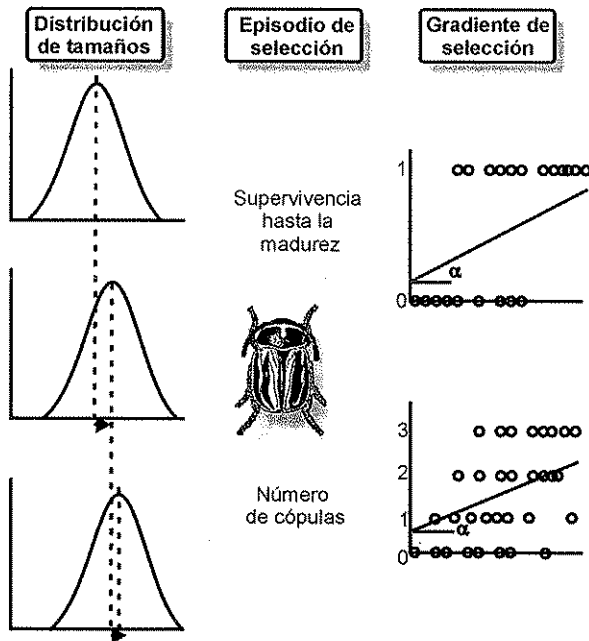


Fig. 4.- Selección fenotípica sobre el tamaño en un escarabajo. El rasgo estudiado es la longitud total, que se representa en todas las gráficas en el eje X. En la columna del centro se indican los dos episodios de selección estudiados. En la columna de la izquierda se representan, de arriba abajo, las distribuciones de frecuencias de la longitud total en la población, antes y después de cada episodio de selección. Las líneas punteadas verticales señalan el fenotipo medio y las flechas indican el diferencial de selección. En la columna de la derecha, las gráficas representan la relación entre el valor del rasgo (longitud total, en el eje X) y cada componente de la eficacia biológica (supervivencia o n° de cópulas, en el eje Y). El ángulo α indica el valor del gradiente de selección. Existe una relación positiva entre la longitud total y ambos componentes de eficacia biológica y, por tanto, la longitud total media aumenta en cada episodio de selección.

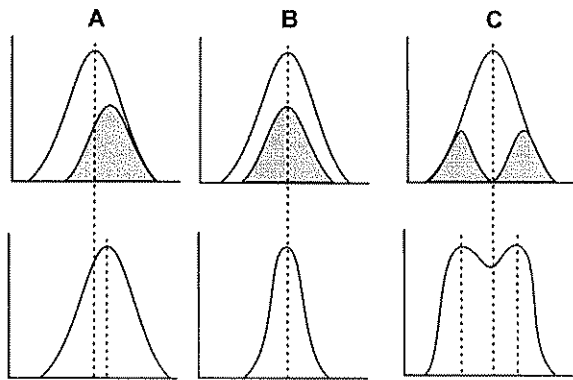


Fig. 5.- Los tres tipos de selección natural: A) direccional, B) estabilizadora y C) disruptiva. En cada caso, la gráfica superior muestra la distribución de frecuencias anterior a la selección y, en gris, la porción favorecida por la selección. Las gráficas inferiores muestran la distribución de frecuencias resultante. Las líneas punteadas indican el valor medio del fenotipo.

4. HERRAMIENTAS APLICADAS: CONTRASTES EMPÍRICOS

La Ecología Evolutiva consiste en algo más que en la construcción de hipótesis, por razonables que sean. Eso sería caer en la narración de historias del tipo 'y así sucedió' criticadas

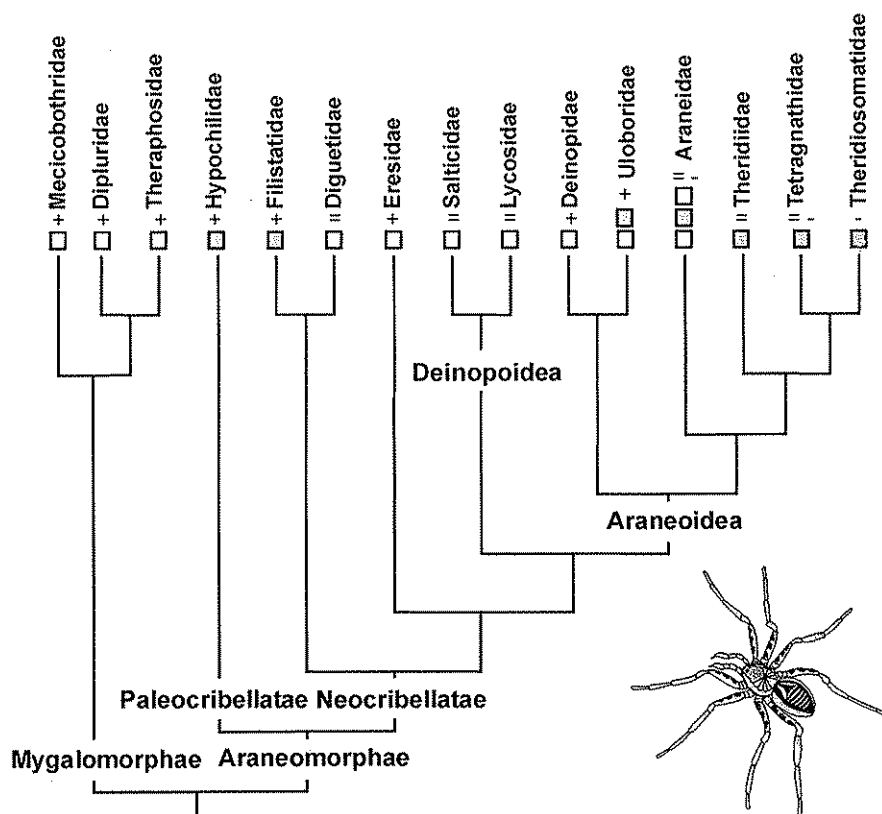
por Gould & Lewontin (1979). Las hipótesis han de contrastarse con los patrones encontrados en la naturaleza. Ello exige la medida en poblaciones naturales o de laboratorio de la eficacia biológica y la selección natural, así como la evaluación de los costes y beneficios asociados con diferentes fenotipos dentro de una especie. Cuando esa variación fenotípica no existe, la comparación de especies emparentadas con distinto fenotipo también resulta muy útil.

4.1. Medida de la eficacia biológica y de la selección natural

La delimitación clara de los conceptos de eficacia biológica y selección natural (véase más arriba) ha facilitado su medida en poblaciones reales. La eficacia biológica se ha medido de dos modos diferentes (Parker & Maynard Smith, 1990): (1) de un modo directo, como el número de descendientes que sobreviven hasta la edad de reproducción, o (2) de un modo indirecto, utilizando una variable (por ejemplo, energía obtenida, crecimiento, tamaño del territorio, etc.; Fig. 2) que se supone guarda relación con la eficacia biológica. En la práctica, para la mayoría de los organismos resulta difícil medir la eficacia biológica de modo directo. Por eso suele recurrirse a medidas indirectas, o bien a la división de la misma en componentes (Arnold & Wade, 1984a). Dichos componentes, como la supervivencia, el éxito en el apareamiento, el número de cópulas, la fecundidad, etc. son directamente observables en el campo en un periodo de tiempo mucho más corto que la eficacia biológica global.

Disponer de estimas de la eficacia biológica, global o de sus componentes, es un paso indispensable para la medida de la selección natural. Endler (1986) presenta una revisión de hasta diez métodos para detectar la selección natural. Arnold & Wade (1984, a, b) han desarrollado el método básico, que se basa en la distinción entre selección fenotípica y respuesta a la selección. La **selección fenotípica** supone el cambio observable dentro de una generación en los valores de los fenotipos. La **respuesta a la selección** es el cambio fenotípico resultante entre generaciones, en función de la heredabilidad de los rasgos. El método se concentra en la primera fase, y esto permite describir la selección natural en términos puramente fenotípicos sin ninguna consideración a la heredabilidad de los rasgos estudiados. El análisis parte de la división del ciclo vital en episodios de selección, correspondientes a los distintos componentes de la eficacia biológica (Fig. 4). Por un lado, se obtiene el cambio fenotípico producido entre el valor medio del rasgo antes y después del episodio de selección. Dicho cambio se denomina **diferencial de selección** (Fig. 4). Por otro lado, se calcula la eficacia biológica relativa de cada fenotipo. Esa eficacia biológica relativa se relaciona con el valor del rasgo fenotípico mediante técnicas matemáticas de regresión múltiple, lo cual produce dos valores, denominados **gradientes de selección** a y b (Fig. 4). Dichos valores proporcionan una estima de la selección sobre un rasgo, manteniendo constantes todos los demás, y que puede ser (Fig. 5): (1) selección direccional, en que los fenotipos de un extremo de la distribución se favorecen (Fig. 5A), (2) selección estabilizadora, en que los fenotipos en el centro de la distribución se favorecen (Fig. 5B), o (3) selección disruptiva, en que los fenotipos en ambos extremos de la distribución se favorecen (Fig. 5C). Valores positivos, negativos o nulos del gradiente de selección a indican selección direccional hacia valores mayores, menores o iguales del rasgo, respectivamente. El gradiente de selección b indica la presencia de selección estabilizadora (valores negativos) o disruptiva (valores positivos).

Fig. 6.- Cladograma de varias familias de arañas. Sobre el mismo se ha representado un rasgo, la reflexión relativa de luz ultravioleta por la seda (+: más que luz visible, =: igual que la luz visible, -: menos que la luz visible), y una característica ambiental, el ambiente luminoso en que cazan las arañas (cuadrado negro: noche, cuadrado gris: crepúsculo, cuadrado blanco: día). Esta combinación de información permite: (1) averiguar el estado ancestral y número de veces que ha evolucionado el rasgo, (2) contrastar la hipótesis (no direccional) entre patrón de reflexión de luz ultravioleta y ambiente luminoso, y (3) realizar una corrección filogenética en el contraste de dicha hipótesis. Modificado de Craig (1992).



El estudio de la selección fenotípica proporciona un vínculo entre fenotipos y eficacia biológica. Además, permite evaluar la influencia relativa de la selección natural y la deriva genética en el proceso de evolución. Finalmente, hace posible diferenciar la selección directa vs. indirecta de los rasgos. No obstante, no debe olvidarse que sólo constituye una parte de un análisis más complejo, en el que debe considerarse la heredabilidad de los rasgos y, así, la consiguiente respuesta a la selección.

4.2. Variación intraespecífica: observación y manipulación

La forma más sencilla de contrastar una hipótesis sobre si un rasgo es o no adaptativo, o si se ajusta al valor óptimo predicho por algún modelo, es tomar ventaja de la variación fenotípica existente dentro de una especie. Así, es posible comparar individuos con distintos fenotipos y ver si sus eficacias biológicas varían en la forma predicha por la hipótesis (Maynard Smith, 1978). En función de los datos tomados, con esas simples **observaciones** también será posible calcular los diferenciales de selección y los gradientes de selección a y b (véase apartado anterior).

Pero aunque la mera observación de los organismos en sus ambientes naturales puede proporcionar mucha información y sugerir numerosas hipótesis, presenta diversos inconvenientes. Por definición, en la observación no se controlan las variables que pueden influir en los resultados. Por tanto, siempre cabe la posibilidad de que los mismos se deban, no a la razón sospechada sino a cualquier otra variable que ha sido pasada por alto por el investigador (Wade & Kalisz, 1990; Sinervo & Basolo, 1996). Por tanto, la observación solamente proporciona evidencia correlativa, pero no permite asignar relaciones causa-efecto entre variables.

La realización de **manipulaciones experimentales** adecuadamente diseñadas solventa ese problema. Los grupos experimentales son sometidos a un ambiente común, que difiere solamente en la variable o variables manipuladas. Eso permite realizar una conexión causa-efecto mucho más sólida que la mera observación (Sinervo y Basolo, 1996). Las manipulaciones experimentales ofrecen mayor información sobre el carácter adaptativo de los rasgos porque a menudo permiten separar los efectos de la selección natural de otros factores de confusión. Por tanto, son esenciales en la evaluación de la naturaleza adaptativa de los rasgos en el contexto actual, de acuerdo con una definición no histórica de adaptación. Las manipulaciones experimentales de los rasgos o los ambientes también permiten establecer las causas de los gradientes de selección obtenidos mediante estudios de selección fenotípica. Por eso, constituyen un complemento lógico en el estudio de la selección natural en poblaciones actuales (Wade & Kalisz, 1990).

Otra variante de las manipulaciones experimentales es el estudio de la selección natural en el laboratorio. Por un lado están los estudios de selección artificial de la Genética Cuantitativa (Falconer, 1990) en los que los fenotipos que sufren selección son medidos por el experimentador y los individuos que producirán la siguiente generación son elegidos de modo explícito. Por otro lado están los experimentos de **selección natural en el laboratorio** propiamente dichos (Rose et al., 1996). Éstos consisten en poblaciones de laboratorio en las que la selección natural se produce bajo condiciones controladas, pero sin interferencia del experimentador. Este tipo de experimentos requiere un diseño experimental cuidadoso, para evitar problemas derivados del cambio de condiciones al pasar de ambientes naturales al laboratorio, así como efectos indeseables del tamaño necesariamente reducido de las poblaciones de laboratorio (por ejemplo, influencia de la deriva genética). Como ventajas ofrecen la posibilidad de replicar tantas veces como se desee un proceso de selección, escapando en cierto modo a las cadenas de la historia, típicas de los estudios de campo.

4.3. Comparación de especies: el uso de información filogenética

Los métodos empíricos descritos hasta el momento únicamente pueden abordar el estudio de rasgos adaptativos en su definición no histórica (Sinervo & Basolo, 1996). Además, requieren que exista variación intraespecífica para los rasgos estudiados. En ocasiones, no obstante, las hipótesis a contrastar se refieren explícitamente al origen evolutivo de los rasgos o los mismos no presentan la variación requerida dentro de una especie. Es entonces cuando se emplean los métodos comparativos (Krebs & Davies, 1993: Cap. 2).

Los **métodos comparativos** identifican tendencias evolutivas mediante la comparación de los valores de un rasgo o rasgos entre diferentes taxa (Harvey & Pagel, 1991). Una de las cuestiones interesantes de la teoría de la evolución es si ambientes similares han conducido al desarrollo de rasgos similares (Harvey & Pagel, 1991). Las **comparaciones no direccionales** buscan evidencia sobre la evolución conjunta (o antagónica) de diversos rasgos, o entre un rasgo y determinadas características ambientales (Harvey & Pagel, 1991; Fig. 6). Este enfoque es el opuesto al que se plantea en la sistemática filogenética, donde la hipótesis nula es que las similitudes entre especies son homólogas, en lugar de ser debidas a convergencia (Björklund, 1997). Para los sistemáticos, los caracteres que varían demasiado son evitados, debido al riesgo de encontrar similitudes que de hecho se deben a la convergencia, lo que hace al carácter potencialmente confuso en un análisis filogenético. Por el contrario, en Ecología Evolutiva es la convergencia debido a razones ecológicas lo que a menudo es interesante (Björklund, 1997). Durante algún tiempo, las comparaciones no direccionales ignoraron la información filogenética. No obstante, pronto se constataron dos tipos de problemas a una aplicación ingenua, no filogenética, del método. Estos problemas serán considerados por turno.

En primer lugar, una asociación significativa entre un rasgo y una característica ambiental no aporta ninguna prueba de que el rasgo estudiado sea derivado, como debería ocurrir según la definición histórica (Harvey & Pagel, 1991). Las comparaciones no direccionales son, por tanto, análogas a la observación en el estudio de la variación intraespecífica y sólo proporcionan evidencia correlativa. Por ello, una rama de los estudios comparativos, las **comparaciones direccionales**, utiliza los estados ancestrales de los rasgos para inferir la dirección y tasa de cambio evolutivo entre ancestros y descendientes (Harvey & Pagel, 1991). De esta manera, pueden plantearse el estudio de rasgos adaptativos de acuerdo con su definición histórica. El registro fósil es de valor evidente en esta tarea (Novacek, 1996). En ausencia de un buen registro fósil, la inferencia del estado ancestral de un rasgo se hace por comparación de taxa actuales, a los que se aplican los métodos existentes para la reconstrucción de filogenias y de estados ancestrales de los rasgos. Las filogenias permiten ver literalmente los senderos que ha seguido un rasgo a lo largo del proceso evolutivo. Esto es útil en tres formas:

1. Estudio de rasgos aislados. La representación de un rasgo sobre un árbol filogenético proporciona información sobre el estado ancestral del mismo, sobre si dicho rasgo ha aparecido una o varias veces a lo largo de la evolución, si ha sido perdido en algunos de los linajes, etc. En definitiva, permite averiguar si se trata de un carácter homólogo, restringido a un linaje monofilético, o una homoplasia, que ha aparecido por evolución paralela o convergente en varios linajes no emparentados directamente (Fig. 6).

2. Estudio de asociación entre rasgos y características ambientales. La existencia de paralelismo o convergencia en la distribución de un rasgo permite contrastar hipótesis sobre su carácter adaptativo (Larson & Losos, 1996). Si atributos similares han aparecido repetidas veces en diferentes linajes, se puede contrastar la hipótesis de que la evolución ocurrió en cada caso bajo presiones selectivas similares (Fig. 6). Esto exigirá obtener información sobre el contexto selectivo actual de cada rama terminal de la filogenia. La hipótesis del valor adaptativo se ve reforzada si se observa que orígenes evolutivos independientes de un mismo rasgo tuvieron lugar en el contexto de regímenes selectivos también similares. Pueden utilizarse distintas técnicas estadísticas para averiguar si la asociación observada entre rasgos, función y ambiente ocurrió por azar o no (Harvey & Pagel, 1991).

3. Estudio de la asociación entre conjuntos de rasgos. Los árboles filogenéticos permiten examinar la asociación histórica entre rasgos para identificar casos de no independencia evolutiva. Esto permite evaluar casos de constricciones evolutivas, en los que un rasgo es simplemente una consecuencia estructural de la arquitectura, desarrollo o alometría de un organismo, para diferenciarlos de casos de auténtica coevolución entre rasgos (Larson & Losos, 1996).

El segundo tipo de problema que planteaba el olvido de la filogenia es que la evolución tiene un claro componente histórico, de modo que los rasgos de taxa estrechamente emparentados no son solamente producto del ambiente actual sino que también pueden haber sido heredados en cierta medida a partir de un ancestro común (Felsenstein, 1985). Si dos especies comparten un mismo fenotipo, dicha similitud puede no ser debida a que comparten el mismo ambiente selectivo sino a que un antepasado común ya había adquirido dicho fenotipo. Por lo tanto, desde un punto de vista evolutivo las dos especies no constituyen sucesos evolutivos independientes (Felsenstein, 1985). Esta posibilidad plantea un problema estadístico en los estudios no direccionales, pues conduce a una sobreestimación del número de sucesos evolutivos reales. Harvey & Pagel (1991) resumen las diversas técnicas matemáticas que se han desarrollado para afrontar este inconveniente.

5. CONCLUSIONES

El estudio de la evolución en las poblaciones actuales puede abordarse desde diversos campos, tanto teóricos como empíricos. Por un lado, el desarrollo de modelos de optimización, de teoría de juegos y genéticos intentan predecir los fenotipos que deberían observarse de acuerdo con la acción de distintos procesos evolutivos. Por otro lado, los estudios empíricos intentan cuantificar la intensidad de la selección natural, el mecanismo que une el fenotipo con la eficacia biológica, y el desarrollo evolutivo de los rasgos adaptativos. El mensaje importante es que todas estas aproximaciones no compiten entre sí sino que se complementan y que el estudio de la evolución es una tarea multidisciplinaria, donde sólo la combinación de los datos aportados por distintas disciplinas producirá una descripción completa de los distintos procesos y patrones evolutivos.

BIBLIOGRAFÍA

- ANTONOVICS, J., 1987. The evolutionary dys-synthesis: which bottles for which wine? *Am. Nat.*, **129**: 321-331.
- ARNOLD, S. J. & WADE, M. J., 1984a. On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution*, **38**: 709-719.
- ARNOLD, S. J. & WADE, M. J., 1984b. On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution*, **38**: 720-734.
- BJÖRKLUND, M., 1997. Are 'comparative' methods always necessary? *Oikos*, **80**: 607-612.
- BRANDON, R. N., 1990. *Adaptation and environment*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 214 pp.
- CHARLESWORTH, B., 1990. Optimization models, quantitative genetics, and mutation. *Evolution*, **44**: 520-538.
- CRAIG, C. L., 1992. Aerial web-weaving spiders: linking molecular and organismal processes in evolution. *Trends Ecol. Evol.*, **7**: 270-273.
- DE JONG, G., 1994. The fitness of fitness concepts and the description of natural selection. *Q. Rev. Biol.*, **69**: 3-29.
- DARWIN, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*. John Murray, Londres (Reimpresión de 1985 en Penguin Classics), 477 pp.
- ENDLER, J. A., 1986. *Natural selection in the wild*. Monographs in population biology, 21. Princeton University Press, Princeton, NJ, 336 pp.
- ENDLER, J. A. & MCLELLAN, T., 1988. The processes of evolution: toward a newer synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **19**: 395-421.
- FALCONER, D. S., 1990. *Introducción a la genética cuantitativa*. 3ª ed. CECSA, México, 383 pp.
- FELSENSTEIN, J., 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.*, **125**: 1-15.
- GOTELLI, N. J., 1995. *A primer of ecology*. Sinauer, Sunderland, MA, 206 pp.
- GOULD, S. J. & LEWONTIN, R. C., 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **205**: 581-598.
- HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D., 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford, 239 pp.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B., 1993. *An introduction to behavioural ecology*. 3ª ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 420 pp.
- LANDE, R., 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology*, **63**: 607-615.
- LARSON, A. & LOSOS, J. B., 1996. Phylogenetic systematics of adaptation. En: M. R. ROSE & G. V. LAUDER (eds.) *Adaptation*. Academic Press, San Diego, CA: 187-220.
- MAYNARD SMITH, J., 1978. Optimization theory in evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **9**: 31-56.
- MAYNARD SMITH, J., 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge, 224 pp.
- MAYR, E., 1961. Cause and effect in biology. *Science*, **134**: 1501-1506.
- MAYR, E., 1983. How to carry out the adaptationist program? *Am. Nat.*, **121**: 324-334.
- NOVACEK, M. J., 1996. Paleontological data and the study of adaptation. En: M. R. ROSE & G. V. LAUDER (eds.) *Adaptation*. Academic Press, San Diego, CA: 311-359.
- PARKER, G. A. & MAYNARD SMITH, J., 1990. Optimality theory and evolutionary biology. *Nature*, **348**: 27-33.
- REEVE, H. K. & SHERMAN, P. W., 1993. Adaptation and the goals of evolutionary research. *Q. Rev. Biol.*, **68**: 1-32.
- REZNICK, D. & TRAVIS, J., 1996. The empirical study of adaptation in natural populations. En: M. R. ROSE & G. V. LAUDER (eds.) *Adaptation*. Academic Press, San Diego, CA: 243-289.
- RICKLEFS, R. E., 1990. *Ecology*. 3ª ed. W. H. Freeman, Nueva York, 896 pp.
- ROSE, M. R. & LAUDER, G. V., 1996. Post-spandrel adaptationism. En: M. R. ROSE & G. V. LAUDER (eds.) *Adaptation*. Academic Press, San Diego, CA: 1-8.
- ROSE, M. R., NUSBAUM, T. J. & CHIPPINDALE, A. K., 1996. Laboratory evolution: the experimental wonderland and the Cheshire Cat syndrome. En: M. R. ROSE & G. V. LAUDER (eds.) *Adaptation*. Academic Press, San Diego, CA: 221-241.
- SEGER, J. & STUBBLEFIELD, J. W., 1996. Optimization and adaptation. En: M. R. ROSE & G. V. LAUDER (eds.) *Adaptation*. Academic Press, San Diego, CA: 93-123.
- SINERVO, B. & BASOLO, A. L., 1996. Testing adaptation using phenotypic manipulations. En: M. R. ROSE & G. V. LAUDER (eds.) *Adaptation*. Academic Press, San Diego, CA: 149-185.
- SOBER, E., 1996. *Filosofía de la biología*. Alianza Editorial, Madrid, 362 pp.
- VON NEUMANN, J. & MORGENSTERN, O., 1953. *Theory of games and economic behavior*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 641 pp.
- WADE, M. J. & KALISZ, S., 1990. The causes of natural selection. *Evolution*, **44**: 1947-1955.